

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

ANNÉE 1940

THÈSE

N^o

632

POUR LE

DOCTORAT EN MÉDECINE

(DIPLÔME D'ÉTAT)

PAR

ANDRÉ DJOURNO

*Licencié ès Sciences Physiques
Ex-Interne des Hôpitaux d'Alger
Assistant à la Faculté de Médecine de Paris
Né à Alger, le 3 mai 1904*

DE L'ÉVOLUTION DES DIFFÉRENCES
DE POTENTIEL ÉLECTROTONIQUES
A LA SURFACE DU NERF
APRÈS PASSAGE
DU COURANT GALVANIQUE
(PHÉNOMÈNES ÉLECTROMOTEURS SECONDAIRES DU NERF)

Président : M. STROHL, PROFESSEUR

IMPRIMERIE ALÉNÇONNAISE
MAISON POULET - MALASSIS
ALÉNÇON (Orne) — FRANCE

1940

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

ANNÉE 1940

THÈSE

N°

POUR LE

DOCTORAT EN MÉDECINE

(DIPLÔME D'ÉTAT)

PAR

ANDRÉ DJOURNO

Licencié ès Sciences Physiques

Ex-Interne des Hôpitaux d'Alger

Assistant à la Faculté de Médecine de Paris

Né à Alger, le 3 mai 1904

DE L'ÉVOLUTION DES DIFFÉRENCES
DE POTENTIEL ÉLECTROTONIQUES
A LA SURFACE DU NERF
APRÈS PASSAGE
DU COURANT GALVANIQUE

(PHÉNOMÈNES ÉLECTROMOTEURS SECONDAIRES DU NERF)

Président : M. STROHL, PROFESSEUR

IMPRIMERIE ALENÇONNAISE

MAISON POULET - MALASSIS

ALENÇON (Orne) — FRANCE

—
===== 1940 =====

Le Doyen. . BAUDOUIN

I. — PROFESSEURS

	MM.
Anatomie	ROUVIÈRE.
Physiologie.	LÉON BINET.
Physique médicale	STROHL.
Chimie médicale	POLONOVSKI.
Bactériologie	ROBERT DEBRÉ.
Parasitologie et histoire naturelle médicale	BRUMPT.
Pathologie et thérapeutique générales	BAUDOUIN.
Pathologie médicale	PASTEUR-VALLÉRY-RADOT.
Pathologie chirurgicale	MONDOR.
Anatomie pathologique	LEROUX.
Histologie	CHAMPY.
Pharmacologie et matière médicale.	TIFFENEAU.
Thérapeutique	AUBERTIN.
Hygiène et médecine préventive	TANON.
Médecine légale.	BALTHAZARD.
Histoire de la médecine et de la chirurgie	LÉVY-VALENSI.
Pathologie expérimentale et comparée	HENRI BENARD.
Hydrologie thérapeutique et climatologie.	CHIRAY.
Clinique médicale	{ ABRAMI.
	{ FIESSINGER.
	{ LOEPER.
	{ RATHERY.
Hygiène et clinique de la première enfance.	LEREBoullet.
Clinique des maladies des enfants	NOBÉCOURT.
Clinique des maladies mentales et des maladies de l'encéphale	LAIGNEL-LAVASTINE
Clinique des maladies cutanées et syphilitiques	GOUGEROT.
Clinique des maladies du système nerveux	GUILLAIN.
Clinique des maladies infectieuses	LEMIERRE.
	CUNÉO.
Clinique chirurgicale.	{ GOSSET.
	{ GRÉGOIRE.
	{ LENORMANT.
Clinique ophtalmologique	VELTER.
Clinique urologique	CHEVASSU.
	COUVELAIRE.
Clinique d'accouchements	JEANNIN.
	LÉVY-SOLAL.
Clinique gynécologique	MOCQUOT
Clinique chirurgicale infantile et orthopédie.	OMBRÉDANNE.
Clinique thérapeutique médicale	HARVIER.
Clinique oto-rhino-laryngologique.	LEMAITRE.
Clinique thérapeutique chirurgicale.	PIERRE DUVAL.
Clinique propédeutique	M. VILLARET.
Clinique de la tuberculose.	TROISIER.
Clinique chirurgicale orthopédique de l'adulte.	MATHIEU.
Clinique de cardiologie	LAUBRY.
Clinique de neuro-chirurgie	CLOVIS VINCENT.
Assistance médico-sociale	N...
	HAZARD.
Professeurs sans chaire	MULON.
	OLIVIER.
	SANNIÉ.
	VERNE.



II. — AGRÉGÉS EN EXERCICE

MM.

AMELINE, Pathologie chirurgicale.
BARIÉTY, Pathologie médicale.
BERNARD (ÉTIENNE), Pathologie médicale.
BESANÇON (JUSTIN), Hydrologie.
BONNET, Bactériologie.
BOULANGER, Chimie.
BOULIN, Pathologie médicale.
BROUET, Pathologie médicale.
BULLIARD, Histologie.
CACHERA, Pathologie médicale.
CORDIER, Anatomie.
COSTE, Pathologie médicale.
COUVELAIRE (Roger), Urologie.
DEJARUE, Anatomie pathologique.
DELAY, Pathologie médicale.
DESGREZ (H.), Physique.
DESOLLIE, Médecine légale.
DIGONNET, Obstétrique.
DOGNON, Physique.
FEVRE, Pathologie chirurgicale.
FUNCK-BRENTANO, Pathologie chirurgicale.
GALLIARD, Parasitologie.
GARCIN, Pathologie médicale.
Mlle GAUTHIER-VILLARS, Anatomie pathologique.
DE GENNES, Pathologie médicale.

MM.

GIROUD, Histologie.
HAGUENAU, Pathologie médicale.
HALPHEN, Oto-rhino-laryngologie.
JOANNON, Hygiène.
LACOMME, Obstétrique.
LANTUÉJOLI, Obstétrique.
LAVIER, Parasitologie.
LELONG, Pathologie médicale.
LEMAIRE, Pathologie expérimentale.
LENÈGRE, Pathologie médicale.
M^{lle} J. LÉVY, Pharmacologie.
MARCHAL, Pathologie médicale.
MÉNÉGAUX, Pathologie chirurgicale.
MOLLARET, Pathologie médicale.
MOUQUIN, Pathologie médicale.
PATEL, Pathologie chirurgicale.
PETIT-DUTAILLIS, Pathologie chirurgicale.
RENARD, Ophtalmologie.
RICHEL, Physiologie.
SÈNEQUE, Pathologie chirurgicale.
SICARD, Pathologie chirurgicale.
SOULIE, Pathologie médicale.
SUREAU, Obstétrique.
TURPIN, Pathologie médicale.
WILMOTH, Pathologie chirurgicale.

III. — AGRÉGÉS RAPPELÉS A L'EXERCICE pour le service des examens

MM.

ALGLAVE, Pathologie chirurgicale.
BUSQUET, Pharmacologie.
CHAILLEY-BERT, Physiologie.
GUÉNIOT, Obstétrique.
HEITZ-BOYER, Pathologie chirurgicale.
PIEDELIEVRE, Médecine légale.

MM.

LARDENNOIS, Pathologie chirurgicale.
LE LORIER, Obstétrique.
NEVEU-LEMAIRE, Parasitologie.
VAUDESCAL, Obstétrique.
HUGUENIN, Anatomie pathologique.

IV. — AGRÉGÉS CHARGÉS DE COURS DE CLINIQUE ANNEXE à titre permanent

MM.

ALAJOUANINE
BRULÉ
CATHALA
CHABROL
CHEVALLIER
DONZELOT
DUVOIR
GASTINEL
LAROCHÉ (G.)
LIAN
MOREAU
SEZARY

Clinique médicale.

MM.

BASSET
BROQUÉ
CADENAT
GATELLIER
de GAUDART
d'ALLAINES
LEVEUF
MOULONGUET
MOURE
QUENU
FEY

Clinique chirurgicale.

MM.
ÉCALLE
METZGER
PORTES
VIGNES

Clinique obstétricale

V. — CHARGÉS DE COURS

MM.

CHAILLEY-BERT, agrégé Éducation Physique.
LEDoux-LEBARD Radiologie Clinique
RUPPE Stomatologie.
WEILL-HALLÉ Puériculture.

Par délibération en date du 9 décembre 1798, l'École a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui seront présentées doivent être considérées comme propres à leurs auteurs et qu'elle n'entend leur donner aucune approbation ni improbation.

A MA MÈRE.

A LA MÉMOIRE DE MON PÈRE.

A MON MAÎTRE ET PRÉSIDENT DE THÈSE,
MONSIEUR LE PROFESSEUR ANDRÉ STROHL.

*En témoignage de ma très grande
reconnaissance et de mon profond
attachement.*

INTRODUCTION

Pour qui l'aime, la vie d'un laboratoire de recherches est extrêmement prenante. Une question en soulève une autre, une expérience en suggère plusieurs, un résultat n'est souvent acquis qu'à la suite d'un grand nombre de faits. Et les moindres faits sont eux-mêmes les fruits de techniques dont la mise au point nécessite en général plus de temps et de soins que l'utilisation.

Pendant le temps fort long que nécessite la solution d'un problème, les événements extérieurs vont leur train, les menaces s'accumulent dans le monde et brutalement l'orage éclate, dont le moindre effet est de tout interrompre.

Parti en septembre 1939 comme officier d'artillerie, nous avons obligatoirement perdu de vue les études d'électrophysiologie auxquelles notre maître M. le Prof. STROHL avait bien voulu nous initier depuis quelques années.

Or, malgré une scolarité terminée depuis longtemps, et au cours de laquelle nous avons tenu à ne pas négliger notre formation clinique, nous n'avions jamais présenté de thèse de doctorat en médecine. Au cours de notre internat, ensuite comme préparateur de M. le Prof. MAILLARD, puis de M. le Prof. Tournade, dont le souvenir nous est toujours présent, la nécessité ne s'en fit pas sentir, et le travail quotidien nous absorbait

suffisamment pour nous faire différer la perte de temps matérielle qu'elle représentait.

Auprès de M. le Prof. STROHL, nous continuâmes à préférer l'expérimentation, la modeste part que nous prenions à l'enseignement et les mille petites occupations du laboratoire. Aucune urgence ne nous semblait plus grande que celle des travaux du moment, et si nous pensions parfois à condenser certains d'entre eux en une thèse, le désir d'enrichir celle-ci de nouveaux résultats en faisait reculer d'autant la réalisation.

Voilà pourquoi ce travail n'est pas ce que nous aurions souhaité qu'il fût : complet et doté d'une très riche bibliographie. Rédigé au lendemain de la guerre, loin du laboratoire où sont restés nos principaux documents, il nous aura tout de même permis de reprendre contact avec une ambiance qui nous sera toujours infiniment chère, et d'oublier un peu ce qu'ont de profondément douloureux les lendemains d'un cruel désastre. Car nous avons, en nous préparant à reprendre nos études sous l'égide du meilleur des Maîtres, l'impression bien franche de continuer à servir.

DE L'ÉVOLUTION DES DIFFÉRENCES
DE POTENTIEL ÉLECTROTONIQUES
A LA SURFACE DU NERF
APRÈS PASSAGE DU COURANT GALVANIQUE
(PHÉNOMÈNES ÉLECTROMOTEURS SECONDAIRES
DU NERF)

CHAPITRE PREMIER

Les manifestations électriques du nerf sont de plus en plus étudiées, car elles constituent les témoins de phénomènes encore bien mal connus, mais d'un intérêt considérable : polarisation spontanée, représentée par le courant dit de repos, influx nerveux s'extériorisant par le courant d'action, enfin polarisations locales provoquées par un courant d'excitation et dont les courants dits électrotoniques sont une des conséquences.

Ces courants déterminent, pendant l'excitation, une distribution particulière des potentiels à la surface du nerf ; mais cette distribution, dans le cas de l'excitation galvanique, ne disparaît pas instantanément après l'ouverture du circuit. Ses variations constituent les phénomènes post-électrotoniques, ou encore électromoteurs secondaires.

Si le nerf était un conducteur homogène, inerte et dépourvu de self et de capacité, les différences de potentiel provoquées par la présence de deux électrodes débitant une intensité constante s'établiraient instantanément, disparaîtraient de même et, en période de régime, se répartiraient de façon extrêmement simple : entre les deux électrodes, le potentiel varierait linéairement ; en dehors de celles-ci tout le segment de nerf serait au potentiel de l'électrode la plus voisine. Les courants dérivés sont, en effet, pratiquement négligables dans ce cas, et on peut considérer alors le segment anodique comme tout entier au potentiel de l'anode, le segment cathodique comme tout entier au potentiel de la cathode.

Or, le nerf, loin de constituer un conducteur purement ohmique, est au contraire un assemblage de milieux, fibres, gaines, couches de séparation, dont les conductibilités sont très différentes les unes des autres, et dont la systématisation est telle qu'on a pu, en première approximation, le rapporter à un conducteur à noyau. Un conducteur à noyau est une sorte de condensateur cylindrique très imparfait en ce sens que les armatures présentent une certaine résistivité et le diélectrique (ou membrane) des pertes notables.

On peut déjà prévoir que la présence de ce condensateur complexe pourra modifier l'allure des variations dans la distribution des potentiels dont nous avons parlé. La polarisation des milieux constituants du nerf vient encore compliquer beaucoup les phénomènes, par la création de courants dérivés appelés électrotoniques, qui vont se traduire par des chutes de tension non seulement entre les électrodes, mais en dehors de celles-ci.

Ces courants électrotoniques ne s'établissent pas instantanément. Ils ne disparaissent après l'ouverture du circuit d'excitation qu'avec une lenteur relative : on peut s'en rendre compte en branchant aussitôt deux points du nerf sur un appareil de mesure convenable, c'est-à-dire assez sensible et assez rapide. On constate alors qu'il ne s'agit pas seulement de la disparition de la distribution électrique qui existait pendant le passage du courant, mais souvent aussi de variations telles que les différences de potentiel primitives se trouvent inversées.

Les premières ondes, ou ondes appelées directes, correspondent à la décharge du conducteur polarisé. L'interprétation des secondes, dites ondes inverses, est beaucoup plus délicate. Nous étudierons attentivement ces ondes, dont l'existence semble liée aux propriétés les plus caractéristiques du nerf en bon état physiologique.

Les premiers auteurs qui ont étudié les phénomènes électromoteurs secondaires du nerf (DU BOIS-REYMOND (1), FICK, HERMANN, BIEDERMANN (2)) en avaient vu la complexité, et signalé l'existence d'ondes inverses. La terminologie employée par les différents auteurs, surtout à l'étranger, varie d'ailleurs de telle façon qu'elle complique parfois beaucoup l'étude de textes un peu anciens. Les termes d'onde positive ou négative, en particulier, peuvent prêter à équivoque : c'est ainsi que CREMER (24) appelle négatif le sens de la polarisation qui correspond à des différences de potentiel de même signe que celles qui existent pendant le passage du courant, c'est-à-dire celui de notre onde directe. De même, la négativité de la région anodique est désignée par DU BOIS-REYMOND sous le nom de polarisation anodique positive.

D'une façon générale, le terme « négatif » s'applique chez les auteurs en question à tout ce qui est de même sens que les phénomènes contemporains de l'excitation, le terme « positif » à tout ce qui est d'un signe opposé. Notre onde inverse est donc, avec cette nomenclature, une onde positive. Les notions de polarisation externe et de polarisation intérieure dont parle DU BOIS-REYMOND sont par contre plus théoriques et n'ont pas d'équivalent dans notre classification.

De toutes façons, les faits essentiels avaient été signalés : si deux électrodes impolarisables, appliquées sur le nerf, sont d'abord branchées sur une source de courant continu, puis sur un galvanomètre, celui-ci dévie d'abord dans le même sens que si le courant polarisant persistait. Si l'intensité et la durée de celui-ci ont été suffisantes, le galvanomètre revient au zéro puis, continuant sa course, indique un courant de sens opposé qui persiste beaucoup plus longtemps que le premier. Il s'agit là d'onde inverse se manifestant aux électrodes d'excitation elles-mêmes. Des essais avaient également été effectués en dehors de celles-ci. DU BOIS-REYMOND, rapporté par BIEDERMANN (loc. cit.), dit qu'« un après-courant de sens contraire (éventuellement de même sens) peut aussi être observé quand les deux électrodes exploratrices se trouvent entre les deux électrodes excitantes à l'intérieur du segment interpolaire » et trouve « l'action négative plus forte après la conduction longue d'un courant proportionnellement faible, tandis que la plus forte polarisation positive survient après une plus courte fermeture d'une plus longue chaîne », c'est-à-dire d'un plus grand nombre de piles. HERMANN, lui, avait remarqué la suppression de l'onde

inverse lorsque l'anode se trouvait sur la tranche de section du nerf.

La première étude des courants secondaires, hors du segment interpolaire, est due à FICK (3). HERMANN, auquel FICK se rallia, modifia ses conclusions (4) et montra que les « après-courants » n'étaient pas les mêmes en dehors de l'anode et en dehors de la cathode. En 1884 (5), HERMANN, en rapport avec FICK, montra qu'il y avait deux ondes dans le segment cathodique et fit intervenir, pour les expliquer, des courants polarisatoires et des courants irritatifs. Notons que les définitions des ondes directes et inverses données plus haut s'appliquent également aux ondes observées dans les segments extrapolaires : la polarité des premières correspond à celle des courants électrotoniques normaux, celle des ondes inverses lui étant opposée.

Il était logique de rechercher les rapports de ces phénomènes avec l'excitation d'ouverture, qui leur est contemporaine. D'où des hypothèses et des discussions auxquelles prirent part TIGERSTEDT, GRÜTZNER, et plus tard HOORWEG (6). La question, longuement controversée, ne fut pas tranchée.

Peu à peu, cependant, de nouveaux phénomènes étaient décrits, en particulier l'« anodenschwung » de BURKER (7). Il s'agit d'un maximum de différence de potentiel électrotonique près de l'anode, environ $1/5^e$ de seconde après l'établissement du courant. Mais surtout, les techniques se perfectionnaient, des appareils à indication plus rapide étaient utilisés et permettaient d'étudier avec plus de précision la forme et la réalité des « ondes » électrotoniques. Les appareils à indication rapide ont en général l'inconvénient d'avoir une faible sensibilité.

L'amplification optique, associée à l'emploi de l'électromètre capillaire de LIPPMANN et surtout du galvanomètre à corde, constitua un très grand progrès en matière d'exploration électrique ; mais c'est l'application des tubes électroniques amplificateurs (lampes de T. S. F. et plus tard lampes de laboratoire) qui permit de résoudre les plus gros problèmes : celui de l'inertie à haute sensibilité, celui de l'altération des différences de potentiel à mesurer par résistance insuffisante à l'entrée de l'appareil de mesure. Aussi la combinaison d'un amplificateur et d'un oscillographe est-elle d'un emploi tout à fait général à l'heure actuelle.

A la vérité, de telles installations, par leur complexité et leur sensibilité même, introduisent des difficultés qui ne sont pas encore toutes résolues. On arrive, cependant, à éliminer bien des distorsions et des parasites et, grâce à une technique minutieuse, de nombreux chercheurs ne tardèrent pas à préciser comment apparaissent et disparaissent à la surface du nerf les différences de potentiel électrotoniques. Retenons les travaux de J. YULE-BOGUE et H. ROSENBERG (9) où l'on trouvera d'ailleurs quelques indications bibliographiques supplémentaires sur les études antérieures, et ceux de SCHMITZ et SCHAEFER (10, 11). Ces auteurs s'occupent surtout de l'établissement des différences de potentiel électrotoniques, mais donnent également quelques tracés de leur disparition. Cependant, ils se bornent à étudier les variations rapides de ces différences de potentiel, de l'ordre du millième de seconde, qu'ils attribuent à la charge ou à la décharge d'une capacité de double couche. Ils ne s'étendent pas sur les phénomènes sensiblement plus lents, qu'ils rattachent, non sans vrai-

semblance, à des déplacements ioniques. Ces deux ordres de faits correspondent du reste aux deux théories très anciennement opposées du rôle de la tension et du courant dans l'excitation. Pour SCHMITZ et SCHAEFER, il y a d'abord formation d'un potentiel de limite de phase, correspondant à une capacité de 3 à 4.10^{-3} microfarad, puis naissent les forces électromotrices, dues à la diffusion à travers des formations différentes sous l'anode et sous la cathode. Ils pensent, d'après les idées de LABES (12), que le courant entraîne d'abord les ions K du conducteur extérieur dans le conducteur intérieur à travers la membrane, augmentant le potentiel de diffusion jusqu'à ce que, grâce à une invasion sodique continue, le potentiel revienne à zéro.

Il convient enfin de signaler l'existence d'une quantité considérable de travaux ayant trait aux polarisations persistant un certain temps après les phénomènes électriques rapides dont le nerf est le théâtre, principalement après la naissance ou le passage de l'influx nerveux : potentiels consécutifs, positive Nachschwankung, after-positivity, nach potential, after-potential. Ces polarisations secondaires ne sont probablement pas sans rapport avec celles que nous étudions, mais nous ne les comprendrons pas dans le présent travail. L'objet de celui-ci est limité aux variations qui se manifestent sur place, après passage du courant galvanique.

Ces dernières années, M. le Prof. STROHL a repris la question. Avec DUBOST (13), il a précisé les conditions qui déterminent l'apparition de l'onde inverse au niveau des deux électrodes d'excitation. L'allure de la courbe des voltages efficaces en fonc-

tion des durées se rapproche d'une hyperbole, avec des différences systématiques cependant.

En 1936, M. STROHL (14) formulait une hypothèse sur la nature de l'onde inverse, réussissait à l'obtenir sur un schéma de gélatine et de papier et à en retrouver les sources sous forme de charges sur les différents éléments de ce schéma. Puis, avec AUDIAT (15), il examinait l'effet de l'intoxication du nerf par différentes substances sur le courant de dépolarisation, effet beaucoup plus marqué sur l'onde inverse.

Enfin, on trouvera au cours même de cette étude le développement d'un certain nombre de communications (16, 17, 18) ou travaux d'ensemble (19) du laboratoire de physique de la Faculté de Médecine de Paris, relativement récents et auxquels nous avons collaboré.

CHAPITRE II

MÉTHODE D'ÉTUDE

Pour observer, entre deux points d'un nerf, l'évolution des différences de potentiel consécutives au passage du courant galvanique, il suffit de mettre aussitôt après le passage du courant polarisant les deux points considérés en connexion avec l'appareil d'exploration. On étudie ainsi, soit les deux points du nerf qui ont servi à l'exploration, soit un de ces points et un point situé en dehors ou à l'intérieur du segment interpolaire, soit deux points quelconques.

TECHNIQUE

Le matériel comprendra donc, en dehors de la préparation et des accessoires indispensables (électrodes impolarisables, chambre humide, etc...), un circuit de polarisation et un circuit d'exploration, ainsi qu'une clé de commutation permettant de passer très rapidement de l'un à l'autre.

Les électrodes impolarisables ne sont jamais parfaites. Leur polarisabilité, très réduite lorsqu'on emploie des électrodes fraîchement préparées avec des corps très purs, augmente assez rapidement avec le temps. Même des électrodes excellentes peuvent,

après passage d'une certaine quantité d'électricité, présenter non pas des modifications des surfaces métalliques, mais des variations de concentration des liquides constituants, résultat normal des migrations ioniques. Ces variations ont surtout lieu au voisinage du métal, et l'agitation du liquide les met bien en évidence. De plus, la résistance ohmique des meilleures électrodes impolarisables est toujours notable, surtout lorsque ces électrodes sont de section réduite et comportent une certaine longueur de conducteur liquide. Après de nombreux essais, nous nous sommes arrêtés aux électrodes zinc amalgamé-sulfate de zinc fraîchement préparées. Les connexions avec le nerf se faisaient soit à l'aide d'un papier-filtre trempant dans un godet de solution de Ringer, lui-même relié au godet de sulfate de zinc par un pont de gélose au Ringer, soit, lorsqu'il était nécessaire d'obtenir une faible résistance d'électrodes, par un tube de verre de large section garni de gélose au Ringer. Ce tube, aussi court que possible, plongeait verticalement par l'extrémité inférieure dans le sulfate, et le nerf reposait sur son extrémité supérieure, rétrécie sur une longueur très réduite. De telles électrodes avaient une résistance propre de 1.000 à 1.500 ohms seulement. Sans ces dispositions, la résistance d'une électrode impolarisable dépasse couramment 30.000 ohms.

Il est bon de ne pas utiliser comme électrodes exploratrices celles qui ont servi à la polarisation. La mesure des courants électrotoniques ne doit pas comprendre, en effet, les forces électromotrices et les chutes de tension développées dans celles-ci par le passage du courant. Comme il est souvent nécessaire, cependant, d'explorer l'endroit même du nerf qui a servi d'entrée

ou de sortie à ce courant, nous avons été amené à construire des électrodes doubles, en forme de V ou d'U : à partir d'un point commun, en contact avec le nerf, partent deux électrodes complètes dont l'une sert à la polarisation, l'autre à la mesure.

Il n'est pas absolument indispensable, pour l'étude des variations de différences de potentiel qui dépassent souvent le millivolt, de recourir à de très fortes amplifications. Nous nous sommes servi d'un amplificateur pour courant continu, du type Loftin-White, construit par la maison Ch. Beaudouin, et comprenant deux étages, avec une résistance d'entrée de 1 mégohm. On peut introduire entre grille et cathode de la première lampe une différence de potentiel réglable, ce qui permet de modifier à volonté le débit de plaque de la lampe de sortie. Ceci a pour effet d'amener un point du circuit de cette plaque à un potentiel déterminé V. Entre ce point et une borne intermédiaire de la batterie haute tension, borne qui se trouve précisément à ce potentiel V, on branche l'oscillographe qui n'est, par conséquent, parcouru par aucune composante continue. Seules les variations de différence de potentiel d'entrée se traduisant par des variations de débit à la sortie, donc des variations de potentiel autour du point de réglage, influenceront l'oscillographe. On pourra du reste se servir de cette faculté pour compenser une différence de potentiel continue à l'entrée, correspondant par exemple au courant de repos du nerf exploré ou à une dissymétrie des électrodes.

Nous avons surtout employé l'oscillographe de DUBOIS, assez rapide pour les phénomènes étudiés, puisque sa période d'oscillation propre est de l'ordre du millième de seconde. C'est

un appareil à enroulement fixe et palette mobile. Celle-ci commande, par l'intermédiaire d'un ruban métallique à friction, un miroir tournant autour d'un axe vertical. Palette et ruban sont équilibrés par des ressorts, dont les caractéristiques conditionnent la rapidité et la sensibilité de l'instrument ; celle-ci atteint en moyenne, sur la règle d'observation, 30 millimètres pour 1 millivolt appliqué à l'entrée de l'amplificateur, mais peut être réduite à 2 millimètres par millivolt.

Malheureusement, l'appareil n'est pas dépourvu d'hystérésis magnétique et mécanique, si bien que, lorsque surviennent de très fortes elongations, le zéro subit souvent un certain déplacement. Cet inconvénient n'existe pas avec les oscillographes à cadre mobile, dont la sensibilité est plus grande et le zéro parfaitement fixe. Ils ont, par contre, un temps d'indication bien supérieur au DUBOIS : $1/100^e$ de seconde pour un modèle récent réalisé par M. GONDET (construction Beaudouin). L'amortissement, par huile, doit être soigneusement réglé. Insuffisant, on obtient sur les tracés des oscillations parasites qui paraissent épaissir beaucoup le trait ou le festonnent suivant les cas. Trop fort, les courbes sont déformées, arrondies ; une onde très courte peut même être noyée par une onde de sens inverse survenant aussitôt après. Cependant, même dans ce cas, on peut arriver à déceler le défaut en ne branchant l'appareil que pendant un instant très bref, inférieur à la demi-période apparente du système : le déplacement enregistré est alors d'un sens correct, correspondant au moment où la connexion a été établie. En tout état de cause, il faut savoir utiliser l'un ou l'autre des deux appareils et vérifier leur fidélité en essayant préalablement

l'ensemble à l'aide de différences de potentiel rectangulaires d'amplitude suffisante appliquées à l'entrée, ce que nous avons fait.

L'oscillographe cathodique, qui représente l'appareil le plus rapide qu'on puisse utiliser lorsqu'il est précédé d'un amplificateur de qualité, ne nous a pas paru indispensable ici. Son emploi est un peu moins commode, surtout au point de vue sensibilité et enregistrement. Nous avons effectué ce dernier en recevant l'image d'un filament très brillant, renvoyée par le miroir oscillographique, sur une fente derrière laquelle tournait un cylindre portant un papier très sensible (B. C. Y. Lumière) ou un film au gélatino-bromure. La longueur de la fente (20 cm.) permettait des excursions du spot très considérables. La longueur de la feuille (32 centimètres) était parcourue en un temps réglable entre quatre et vingt secondes environ, grâce à une démultiplication variable du mécanisme d'entraînement.

La clé de commutation M (fig. 1), destinée à couper l'excitation et à brancher aussitôt après le circuit d'exploration, a été l'objet de soins particuliers. Cette clé est à quatre couples de contacts ; chacun de ceux-ci peut être à volonté isolé des autres et comprend une paire de plots argentés à réglage indépendant. Les quatre plots inférieurs sont portés par la platine en ébonite. Chaque paire de plots supérieurs se trouve à l'extrémité d'un levier basculant, dont la course est extrêmement limitée. Leur disposition surélevée, la construction large et basse de la clé ainsi que sa manœuvre à l'aide de la détente d'un caoutchouc ou d'un ressort concourent à la bonne répartition des pressions et à l'élimination de tout rebondissement d'une part, à la simultanéité des contacts et à la rapidité de la commutation d'autre part.

On peut toujours, si on le désire, introduire un retard réglable dans cette commutation, ou couper le courant excitateur un

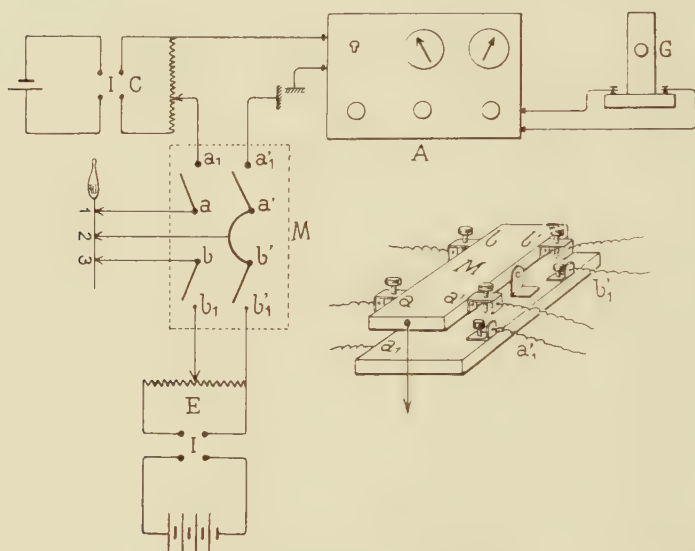


FIG. 1. — Schéma de montage et clé de commutation : G, oscillographe ; A, amplificateur ; C, dispositif de compensation ; E, excitation ; M, clé de commutation. 1, 2, 3, électrodes (cas de la méthode tripolaire).

certain temps avant celle-ci. Normalement, le temps perdu est inférieur au centième de seconde.

Dans le cas le plus général, les plots supérieurs sont réunis chacun à une électrode : b et b' aux excitatrices, a et a' aux exploratrices. On peut se servir d'une ou des deux électrodes d'excitation comme électrodes d'exploration (cas de la fig. 1, où a' et b' sont connectés à la même électrode 2) ; mais nous avons vu que, dans ce cas, il était préférable d'employer des

électrodes en V. Lorsqu'on explore les points où se fait l'excitation, une électrode est réunie aux plots a et b, l'autre aux plots a' et b'.

Le circuit d'excitation comprend une source de courant (accumulateurs 8 volts), un inverseur I et un réducteur de potentiel E. En série, dans le circuit de mesure, se trouve intercalé un réducteur de potentiel de compensation C.

Chaque organe du montage est soigneusement blindé, ainsi que les fils de connexion. Le tout est, de plus, placé dans un blindage général, avec mise à la terre de l'ensemble.

Avant chaque expérience on annule tout courant continu dans l'oscillographe en donnant comme il a été dit plus haut une valeur convenable au débit de la dernière plaque de l'amplificateur. Le spot ne doit pas bouger lorsqu'on branche ce dernier sur l'oscillographe. On vérifie ensuite que la sensibilité est convenable, et qu'elle ne varie pas le long de la course du spot. Enfin, on règle le réducteur de compensation C de façon que, en dehors de tout passage de courant polarisant, le spot ne change pas de position lorsqu'on connecte les électrodes de mesure au reste du circuit d'exploration.

On obtient ainsi un zéro conventionnel, à partir duquel sont comptées les élongations, et qu'on enregistrera au début de chaque essai sous forme d'une parallèle à l'axe des temps.

Ceux-ci sont représentés par un trait discontinu, en cinquèmes de seconde, grâce à un chronographe Jacquet actionnant un obturateur de lumière. Exceptionnellement, nous avons utilisé le secteur électrique alternatif pour de grandes vitesses d'enregistrement ; on lit alors facilement le centième de seconde.

Nos expériences, au nombre de six cents environ, ont porté sur le nerf sciatique de grenouille (*Rana temporaria*), disséqué avec le gastrocnémien correspondant, puis placé le plus souvent dans une solution de Ringer durant les quelques minutes qui séparaient la dissection de l'emploi. Pendant les essais, le nerf était protégé contre une dessiccation trop rapide par un simple cristalliseur retourné et dont le fond était tapissé d'ouate mouillée. Les plus grandes précautions étaient prises relativement à l'isolement de la préparation et des supports.

CHAPITRE III

PHÉNOMÈNES ÉLECTROMOTEURS SECONDAIRES AUX POINTS D'EXCITATION

1^o *LES ONDES*

Nous avons déjà indiqué qu'en branchant un appareil de mesure convenable aux points mêmes où les électrodes d'excitation avaient amené le courant, on observait, dans le cas général, deux déviations successives de sens contraires.

Il est évident que, durant tout le passage du courant galvanique, les points du nerf en contact avec les électrodes sont au potentiel de celles-ci. Puisque la distribution des potentiels ne cesse pas immédiatement après l'ouverture, il est normal que la première « onde » constatée dans ce cas soit une onde directe, c'est-à-dire, répétons-le, une onde de même sens que si le courant polarisant persistait. Tout dispositif polarisable, vivant ou non, donnerait le même phénomène.

Cette première onde a, de plus, un sommet très aigu car, au moment de la commutation, le spot est vivement amené en un point à partir duquel la décroissance se fait de façon continue, et son ascension devrait être verticale si elle était infiniment rapide. Ceci n'est pas réalisé parfaitement ; la vitesse du miroir

oscillographique s'atténue même à mesure qu'il s'écarte du zéro et que, par conséquent, la force qui le sollicite est moins grande. Aussi, avec des instruments un peu lents, le sommet de l'onde directe est-il nettement arrondi.

L'amplitude de cette onde directe dépend bien entendu de la différence de potentiel primitive et de la sensibilité de l'instrument ; mais elle dépend également du temps perdu pendant la commutation, temps perdu qui n'est jamais nul. Or, pendant les premiers instants qui suivent la rupture du courant, la polarisation baisse d'une manière extrêmement rapide, si bien que pour avoir l'onde directe en vraie grandeur, il faudrait laisser l'oscillographe constamment branché, et suivre sa course au moment même de cette rupture. Ceci correspondrait, pour les sensibilités employées, à une amplitude de plusieurs mètres. Au cours d'autres expériences, il nous a été facile de tourner la difficulté par l'emploi de divers procédés. C'était parfaitement inutile ici, car, d'une part, il nous était possible de connaître l'ordre de grandeur de cette onde directe, d'autre part, nous avons eu souvent besoin de réduire artificiellement cette amplitude de façon à étudier le reste de la courbe avec une sensibilité suffisante. Pour cela, il nous a suffi d'augmenter le temps perdu de commutation : on n'obtient alors que la fin de l'onde directe.

La durée de cette onde nécessite également une discussion.

Si les ondes observées étaient l'image d'un seul phénomène, elles correspondraient, en durée, à ce phénomène ; mais il est très probable que l'onde directe, par exemple, représente la somme de plusieurs effets, et nous verrons que ces effets peuvent varier indépendamment les uns des autres. En particulier,

lorsqu'une onde inverse survient, la durée de l'onde directe s'en trouve abrégée. Or, le phénomène qui donne naissance à l'onde inverse n'est vraisemblablement pas de même nature que celui qui produit l'onde directe, car une partie au moins de cette dernière est le résultat d'une polarisation banale, et celle-ci ne saurait que s'annuler sans changer de sens. L'action bien différente des toxiques sur les deux ondes vient d'ailleurs confirmer cette manière de voir.

2° INFLUENCE DE L'INTENSITÉ DU COURANT POLARISANT

Les travaux de A. STROHL et J. DUBOST ont montré, comme nous l'avons vu, les relations entre l'intensité liminaire du courant galvanique polarisant et le temps de passage de celui-ci.

En gardant fixe, et de l'ordre de la seconde, ce temps de passage, et en faisant varier l'intensité, les oscillogrammes obtenus avec la technique décrite ci-dessus se modifient qualitativement et quantitativement.

Avec de faibles intensités, bien inférieures à la rhéobase, on obtient seulement une onde directe entre les électrodes d'excitation. Nous savons ce qu'il faut penser de son amplitude. Bien souvent, au bout d'un centième de seconde, celle-ci atteint à peine le $1/50^e$ de la différence de potentiel d'excitation ; mais cette décroissance, extrêmement rapide dans les instants qui suivent l'ouverture, l'est de moins en moins. La partie descendante de la courbe prend ainsi une allure hyperbolique.

Augmentons un peu l'intensité : l'amplitude de l'onde augmente, et sa durée aussi ; le retour au zéro ne se fait qu'après plusieurs secondes.

Lorsqu'on atteint le seuil de contraction de fermeture, l'onde directe existe encore seule sur les nerfs normaux ; mais lorsqu'apparaît la contraction d'ouverture, l'onde inverse ne tarde pas à se montrer. Tout d'abord, elle se compose avec l'onde directe pour en abrégier la durée, si bien que pour une certaine valeur du courant polarisant, la courbe est constituée par une onde unique de sens direct revenant rapidement au zéro, mais sans inversion de sens.

En somme, la durée de l'onde directe est passée par un maximum, et on doit considérer comme véritable seuil de l'onde inverse le moment où précisément la durée de l'onde directe commence à décroître. Malheureusement, à cause de la forme même de la courbe, la durée de cette onde est fort difficile à préciser, car le spot s'approche de plus en plus lentement de la ligne de zéro, sans qu'on puisse dire à quel moment il l'atteint en pratique.

Pour une intensité encore assez voisine du seuil d'ouverture, le spot dépasse, au retour, sa position de départ : l'onde inverse se montre, et dure en général beaucoup plus longtemps que l'onde directe. Plus le voltage exciteur croît, et plus l'onde inverse se fait ample et traînante. Elle n'atteint jamais toutefois en valeur absolue l'amplitude de l'onde directe.

La courbe a, figure 2, montre une onde directe relative à une différence de potentiel de 0,3 volt aux bornes de E, pour laquelle il n'y avait aucune réponse du muscle. La décroissance dure

plus de deux secondes. La courbe b correspond, avec la même préparation, à une tension beaucoup plus forte, très supérieure aux seuils de fermeture et d'ouverture. L'amplitude des courbes était telle qu'il a été nécessaire d'une part de réduire l'amplification, d'autre part de supprimer le début de l'onde directe en introduisant, entre l'ouverture du courant primaire et l'enregistrement, un court retard ($1/4$ de seconde). Même en tenant compte de ce retard, il est facile de voir que la durée de l'onde directe est notablement abrégée. Par contre, celle de l'onde inverse est considérable. Son maximum d'amplitude, très étalé, est à peine atteint quatre à cinq secondes après son début, et elle décroît ensuite beaucoup plus lentement qu'elle ne s'est développée.

Entre ces deux formes de courbes existent naturellement tous les intermédiaires ; une augmentation même considérable du voltage d'excitation n'apporte pas d'éléments nouveaux.

3° RAPPORTS ENTRE L'APPARITION DE L'ONDE INVERSE ET LES SEUILS DE CONTRACTION MUSCULAIRE

Nous avons indiqué que l'onde inverse ne se montrait franchement que pour des intensités du courant polarisant légèrement supérieures aux seuils de fermeture et d'ouverture. Cependant, elle apparaît pour des valeurs bien voisines de l'intensité du seuil d'ouverture et si on considère les multiples facteurs qui empêchent de constater une simultanéité parfaite, on ne peut s'empêcher de considérer ces phénomènes comme contemporains.

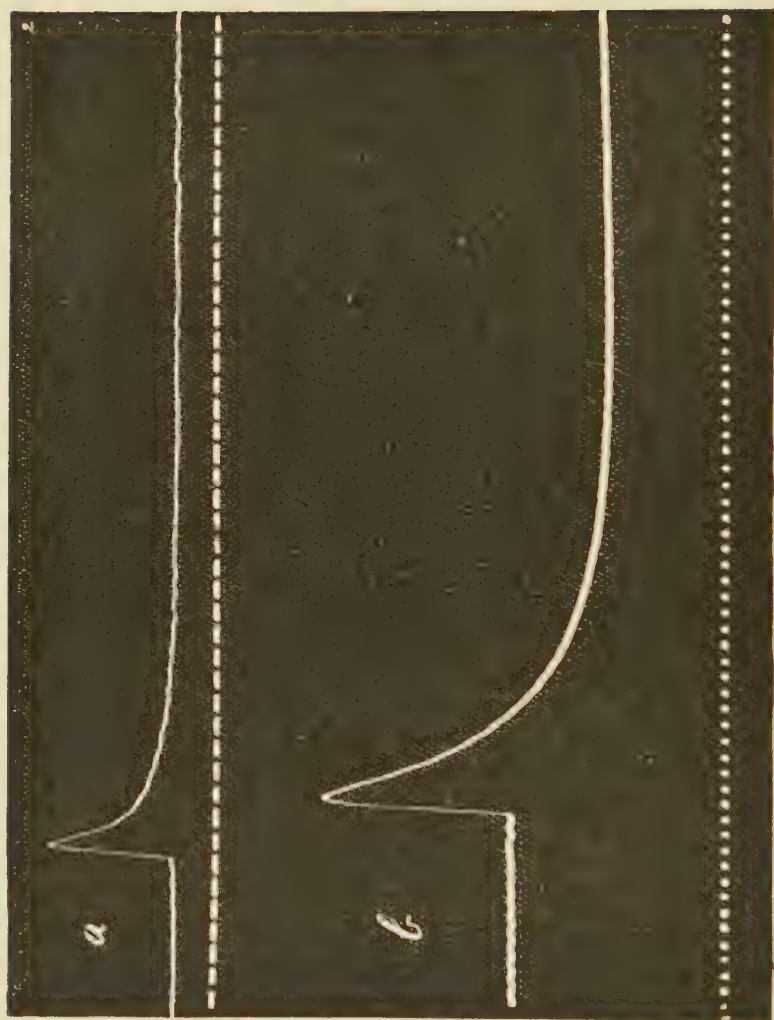


FIG. 2. — Méthode bipolaire, nerf normal.
a, intensité faible, onde directe seule ; b, intensité forte, onde directe et onde inverse.

Ces causes d'erreur sont en premier lieu la difficulté de préciser le début de l'onde inverse. Nous en avons déjà parlé.

En outre, toute fatigue du muscle seul — et l'on sait qu'il est beaucoup plus fatigable que le nerf — abaisse le seuil de contraction musculaire sans nécessairement modifier les phénomènes électromoteurs secondaires propres au nerf. Inversement, les lésions de celui-ci, tout au moins dans la région anodique, abaissent beaucoup le seuil d'ouverture, et élèvent, au contraire, le seuil d'apparition de l'onde inverse.

En somme, il existe des facteurs qui dissocient les deux ordres de constatations, constatations qui sont elles-mêmes extérieures à ce qui se passe dans l'intimité du nerf : on explore, en effet, un ensemble de fibres à la fois, et on ne les explore qu'à travers les couches superficielles du nerf. On peut, par exemple, n'exciter qu'un certain nombre de fibres, dont les ondes inverses sont largement compensées par les ondes directes des fibres non mises en jeu.

En ce qui concerne l'excitation d'ouverture, ces recherches trouvent leur intérêt dans l'opinion généralement admise de PFLÜGER (20) pour qui l'excitation d'ouverture est corrélative à la disparition de l'anélectrotonus. La présence de circuits dérivés, qui accélèrent cette dépolarisation, abaisse le seuil d'ouverture (H. LAUGIER (21)). Aussi convenait-il de se demander s'il n'existait pas un lien entre les ondes observées et l'excitation d'ouverture. La question ne se pose guère pour l'onde directe, qui existe bien avant toute réponse du muscle ; il n'en est pas de même pour l'onde inverse, et nous avons vu qu'il n'était pas possible de nier ni d'affirmer la simultanéité de son seuil et de celui de la contraction d'ouverture.

STROHL et DUBOST (13) ont essayé de vérifier la dépendance des deux phénomènes en étudiant la variation du voltage donnant le seuil de l'onde inverse en fonction de la durée d'action du courant excitateur. Ils ont ainsi tracé une courbe voltages-temps d'allure hyperbolique, comme celle des voltages limites dans l'excitation neuromusculaire, avec des différences systématiques toutefois ; mais l'ordre de grandeur des deux phénomènes est fort différent, sans constituer cependant un argument décisif contre l'hypothèse en cause, car l'onde inverse ainsi globalement recueillie ne donnait pas la part de chaque électrode dans la genèse de cette onde. Or seule la dépolarisation anodique entre en jeu, selon PFLÜGER. Il convenait donc d'étudier séparément les états postélectroniques de chaque électrode : c'est ce que nous avons tenté de faire, sans nous dissimuler les difficultés de la tâche. Nous ne pouvons en aucune façon, en effet, prétendre étudier la région même où se passent les phénomènes déterminants de l'excitation d'ouverture, et elle seule. D'une part, nous en ignorons le siège exact ; d'autre part, tout donne à penser qu'ils n'ont pas lieu dans les zones superficielles où nous pouvons porter nos électrodes exploratrices, mais au niveau même des interfaces inaccessibles qui limitent les milieux internes, c'est-à-dire des membranes hypothétiques. En somme, les phénomènes électromoteurs que nous observons forment un total de différences de potentiel parmi lesquelles celles qui sont directement liées aux phénomènes d'excitation ne constituent qu'un élément.

4^o INFLUENCE DES ALTÉRATIONS DU NERF

HERMANN avait déjà remarqué qu'on n'obtenait plus d'onde inverse lorsque l'anode était placée sur la section du nerf.

Le même phénomène a lieu même lorsque l'anode est simplement au voisinage de la section ; de même, lorsque la cathode est placée sur la section, et pour des différences de potentiel bien supérieures aux seuils d'ouverture et de fermeture, nous avons observé quelquefois une forte onde directe, sans onde inverse, sur un nerf qui donnait dans les conditions ordinaires des ondes inverses normales.

Dans le cas général, lorsque l'une des électrodes est sur la section, on peut à volonté par inversion du courant obtenir ou supprimer l'onde inverse pour la même intensité, suivant que cette électrode est cathode ou anode.

Enfin, lorsque le pôle positif se trouve sur une lésion, l'onde inverse est toujours diminuée, très souvent supprimée.

Ces lésions peuvent provenir de la dissection : en particulier il faut toujours tenir compte de la section d'une branche collatérale du nerf ; il est également possible de les provoquer par le grattage, par un écrasement, une incision, une brûlure ou des caustiques. L'action des toxiques mérite une étude séparée.

Il y a lieu seulement d'éviter, lors de ces actions, de ne pas déplacer le nerf sur ses électrodes, de façon à pouvoir comparer les courbes obtenues. Un moyen commode de produire une lésion sans toucher au nerf consiste à projeter au point choisi une très petite quantité d'air très chaud, à l'aide d'un tube

de verre effilé porté à une température élevée grâce à une résistance électrique enroulée autour de lui. Il faut que le tube soit effilé pour que la quantité de chaleur ainsi apportée soit faible, bien localisée, malgré la température du jet. Dans notre montage, le tube arrivait à se ramollir mais il était mécaniquement soutenu par le fil de résistance. Le jet d'air brûlant ainsi obtenu rous-sissait en quelques secondes un morceau de papier sur une surface bien circonscrite de l'ordre du millimètre carré. Bien entendu, on pouvait doser les effets en surface, en profondeur, en intensité et recommencer un grand nombre de fois. Le procédé appliqué avec une trop grande intensité a l'inconvénient de dessécher le point choisi : peut-être dans ce cas vaut-il mieux employer un jet de vapeur d'eau surchauffée par le même procédé. De toute façon, il constitue un excellent moyen de ménager les lésions et de les répéter sans toucher à la préparation.

5° VIEILLISSEMENT DU NERF

Une préparation neuro-musculaire de grenouille, conservée dans du Ringer en glacière, garde longtemps non seulement son excitabilité, mais encore la même forme de courants postélectrotoniques, qui peuvent ainsi se montrer avec tous leurs caractères plusieurs jours. Bientôt cependant, l'onde inverse s'atténue, puis disparaît, alors qu'au contraire l'onde directe persiste très longtemps après la perte de toute excitabilité apparente.

Cette onde directe, pour un même temps perdu de commutation, diminue d'abord seulement d'amplitude apparente, tout en gardant la même allure.

Sa durée, de ce fait, tend à diminuer, et ceci se compose d'abord avec l'affaiblissement de l'onde inverse qui a un effet contraire. Après la disparition de celle-ci, l'onde directe unique restante est assez brève, puis, tout en diminuant encore d'amplitude apparente, elle change de forme. Sa branche descendante se fait de plus en plus traînante, et dure parfois fort longtemps.

Enfin l'onde devient de moins en moins nette et finit par ne plus se montrer du tout ; mais cet état ne survient que très tardivement. Le nerf est alors toujours fortement altéré, il se comporte comme se comporteraient les fragments de papier-filtre imbibés de Ringer qui servent aux vérifications.

L'onde inverse est influencée par le vieillissement de façon très différente. Elle présente un maximum de moins en moins net et de plus en plus tardif. Elle peut exister encore alors que la contraction d'ouverture n'a plus lieu : nous savons qu'il n'en faut pas inférer qu'elle en est totalement indépendante. Mais elle disparaît toujours en premier et relativement vite.

La figure 3, fort démonstrative à cet égard, montre trois oscillogrammes pris parmi une série d'enregistrements obtenus dans les mêmes conditions, sur la même préparation, au cours d'essais pratiqués successivement à vingt-quatre heures d'intervalle les uns des autres.

La préparation était extraite de la glacière, puis on la laissait reprendre largement la température du laboratoire, enfin on procédait à l'enregistrement et on la replaçait en glacière. Le courant polarisant était le même en intensité et durée (1 volt en E, 3 secondes) ; l'amplification (1 millivolt = 15 millimètres) et la vitesse de l'enregistreur (1 intervalle = 1/5^e de seconde)

n'avaient pas changé : on peut ainsi comparer quantitativement les courbes.

Lors de la première, la préparation avait déjà 2 heures de glacière. Ses réactions étaient analogues à celles de la préparation fraîche, et les courbes observées ont l'allure habituelle (on peut la comparer avec la figure 2, b).

Le quatrième jour, le courant secondaire était toujours diphasique.

Au cinquième jour, la contraction d'ouverture avait disparu dans les conditions de l'expérience, mais le nerf répondait très bien à la fermeture. Le tracé (fig. 3, 6) montre une onde directe brève, à peu près pure. L'onde inverse n'existe plus et ne se montrera à nouveau dans aucun tracé ultérieur. Enfin le troisième oscillogramme date du septième jour. Le muscle ne se contractait plus, mais l'onde directe persistait, quoique d'amplitude réduite. Elle était par contre si prolongée qu'elle ne revenait pas au zéro dans les limites de l'enregistrement.

Elle paraît donc bien être le témoin d'une polarisation banale, physique, puisqu'elle existe même après la perte de toute propriété vitale et que tous les conducteurs hétérogènes la présentent.

Par contre l'onde inverse semble bien en rapport avec l'intégrité du nerf, ou tout au moins avec un bon fonctionnement de celui-ci, et nécessiter la conservation d'une structure plus fragile, ou d'un certain état physico-chimique des milieux et des membranes hypothétiques facilement altéré par le vieillissement.

Cette différence dans le comportement des deux ondes, cette sensibilité de l'onde inverse vont encore se montrer dans l'étude de l'action de substances toxiques, entreprise en 1936 par STROHL et AUDIAT (15).

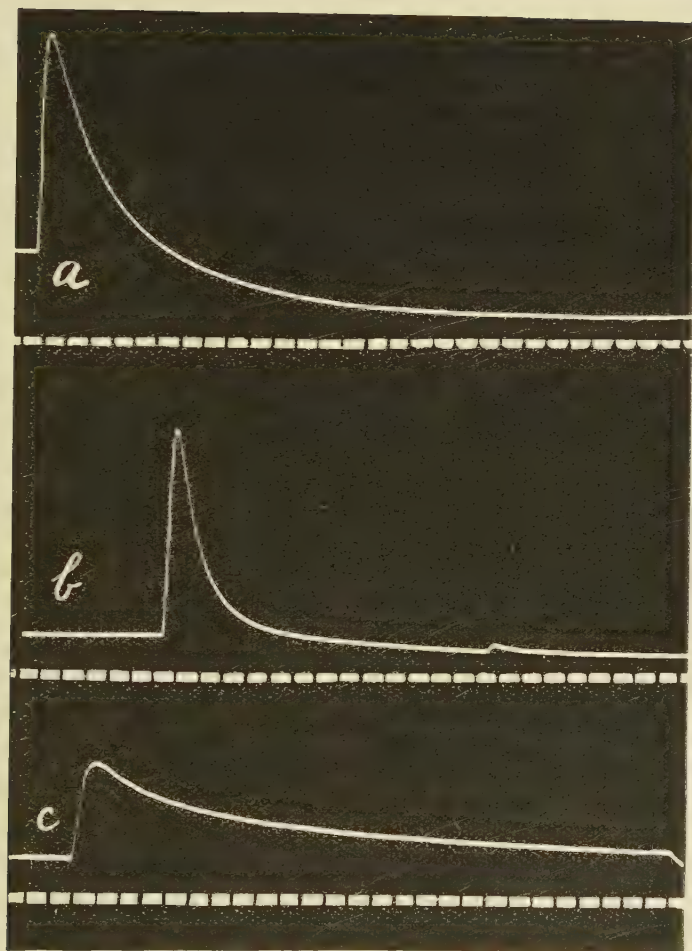


FIG. 3. — Méthode bipolaire, vieillissement du nerf.
a, 2^e jour ; b, 5^e jour ; c, 7^e jour.

6° ACTION DES TOXIQUES

Pour tous les corps expérimentés : l'alcool, chloroforme, éther, curare, cocaïne, chlorure de potassium, l'onde inverse est touchée plus fortement et plus précocement que l'onde directe. Elle passe par une courte période d'accroissement, puis diminue et s'annule en même temps que disparaît l'excitabilité électrique. L'onde directe est beaucoup moins sensible à ces agressions. Elle semble passer par les mêmes phases, avec des variations d'amplitude moindres, mais n'est supprimée pratiquement que par des atteintes très profondes.

Ces effets, lorsqu'ils ne sont pas trop intenses (les auteurs se contentaient parfois des vapeurs du toxique pour mieux les graduer) peuvent rétrocéder en partie après suppression de la cause et lavage : on voit alors reparaître l'excitabilité et les ondes repasser, en sens inverse, par les stades déjà parcourus.

L'appareillage plus sensible et plus rapide que les galvanomètres employés par les auteurs de ce travail nous a permis de confirmer leurs conclusions. Les agents toxiques semblent donc bien posséder, à faible dose, un effet d'accroissement des ondes post-électrotoniques, puis ils diminuent et suppriment l'onde inverse avant d'agir de même sur l'onde directe.

La figure 4 montre l'action des vapeurs d'éther sur une préparation, dans des conditions identiques par ailleurs d'excitation et d'enregistrement. Le premier tracé a été obtenu avec la préparation intacte. L'action ménagée de l'éther a provoqué, sur le deuxième tracé, à la fois une légère diminution de l'onde

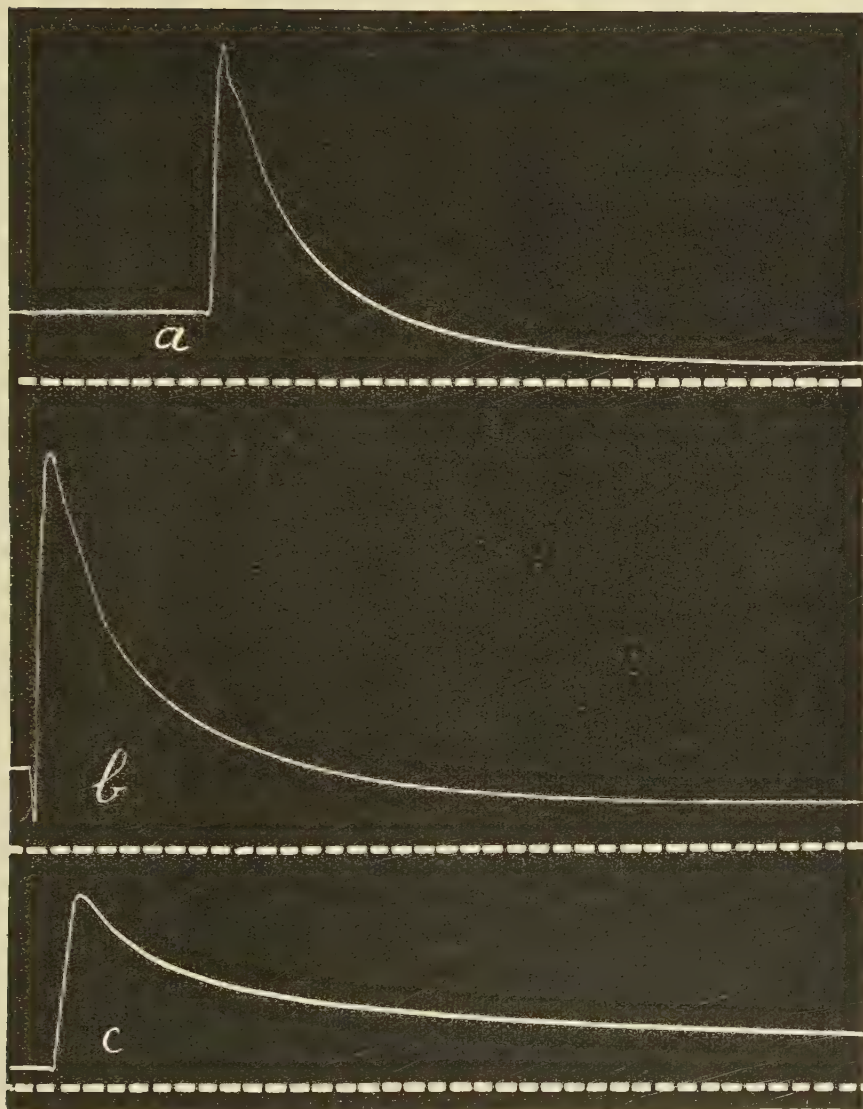


FIG. 4. — Méthode bipolaire, action de l'éther.
a, préparation intacte ; b et c, doses croissantes de vapeur d'éther.

inverse et une augmentation de l'onde directe. Enfin, l'influence plus brutale du toxique, en c, a été suivie de la disparition totale de l'onde inverse. L'amplitude apparente de l'onde directe a diminué, et son retour au zéro se fait avec une grande lenteur, comme lors du vieillissement accentué du nerf.

CHAPITRE IV

RÉPARTITION DES PHÉNOMÈNES SECONDAIRES LE LONG DU NERF

1° REMARQUES PRÉLIMINAIRES

On sait que non seulement les phénomènes électromoteurs secondaires se manifestent entre les deux électrodes d'excitation, mais que la distribution des potentiels subit après passage du courant galvanique des variations en tous les points du nerf inter ou extrapolaires.

De plus, les modifications apportées par chaque électrode sont essentiellement différentes, et l'exploration seule des points d'excitation ne donne pas la possibilité d'attribuer à chaque pôle ce qui lui revient. Dans une expérience par exemple, où la cathode était placée sur la section, on ne recueillait pas d'onde inverse entre les électrodes d'excitation ; au contraire, l'exploration entre l'anode et un point situé entre celle-ci et le muscle donnait une onde inverse unique, très nette.

Il y avait donc lieu d'étudier séparément l'évolution des différences de potentiel entre chacune des deux électrodes et un point de référence.

L'idéal eût été de posséder un point de potentiel fixe et indé-

pendant de tout passage de courant, et d'y rapporter toutes les différences de potentiel enregistrées le long du conducteur nerveux. Mais le problème est plus complexe qu'il ne paraît au premier abord.

En effet, supposons un instant que la différence de potentiel aux deux extrémités du nerf soit constamment nulle : on pourrait lui donner conventionnellement la valeur zéro et porter en abscisses la distance de chaque point du nerf à l'extrémité considérée comme origine, en ordonnées la différence de potentiel entre ce point et les extrémités à un instant donné. On obtiendrait ainsi une courbe dont l'allure générale se rapprocherait pendant le passage du courant galvanique des courbes classiques représentant les variations d'excitabilité (électrotonus physiologique) ; mais cette hypothèse, qui ne tient pas compte de la chute de tension à l'intérieur du nerf, est inexacte ; le raisonnement et l'expérience la rejettent.

La différence de potentiel entre les deux extrémités d'un nerf est-elle au moins constante pendant l'évolution des phénomènes électromoteurs secondaires ? Pas davantage. Si on songe que pendant le passage du courant polarisant cette grandeur n'est pas nulle, comme nous venons de le rappeler, et qu'elle le devient nécessairement quelque temps après la cessation de ce courant (au courant de repos près), on conçoit qu'elle varie dans des limites assez étendues. C'est d'ailleurs bien ce que l'enregistrement vérifie.

On pourrait alors être tenté de prendre comme point de référence le milieu du segment compris entre les deux électrodes d'excitation. Ce serait défendable si tout se passait symétri-

quement par rapport à ce point ; mais il est prouvé que les actions de chaque pôle sont extrêmement différentes, que la répartition des potentiels (au signe près) n'est pas du tout la même autour de chacun d'eux, de même que le développement des phénomènes électrotoniques recueillis dans les différents segments. Fixer artificiellement le potentiel de ce point médian en le mettant au sol, par exemple, n'aurait pas plus de sens que la mise au sol d'un pôle quelconque ou d'une extrémité : les potentiels s'ordonneraient autour de cette valeur arbitrairement imposée au point choisi, et nous ne serions pas plus éclairés. Nous serions par contre gênés, par cette mise à la terre inutile, dans l'exploration car celle-ci se fait entre grille et masse, et on peut avoir intérêt à la pratiquer entre deux points quelconques du nerf.

Plus logique est la conception suivant laquelle un nerf suffisamment long a ses extrémités peu altérées par le passage des courants dérivés : ceux-ci s'affaiblissent en effet assez vite à mesure qu'on s'éloigne des électrodes. On peut alors penser se rapprocher de la vérité en considérant, dans ce cas, le potentiel de chaque extrémité comme égal à chaque instant à la moitié de la différence de potentiel enregistrée entre ces deux extrémités ; mais ceci reste une convention. Elle permet de placer sur un graphique les différentes courbes représentatives de la distribution des potentiels dans les instants qui suivent la rupture du courant polarisant.

Enfin, si on suppose le nerf isolé électriquement pendant le déroulement des phénomènes électromoteurs secondaires, et si on admet que son potentiel final d'équilibre soit zéro, on peut pousser plus avant la discussion.

On sait que la valeur du potentiel en chaque point de la surface d'un conducteur isolé dépend pour des charges données de la grandeur des capacités par rapport au sol des différents éléments de cette surface. Or, dans le cas d'un conducteur filiforme de quelques centimètres de long, comme un nerf de grenouille, placé à une grande distance du sol par rapport à ses dimensions, ces capacités de liaison sont extrêmement faibles. Il en résulte que la forme des courbes, telles qu'elles ont été établies, n'est pas pratiquement influencée par la présence de ces capacités. En effet, les variations de leurs charges peuvent être considérées comme négligeables vis-à-vis des quantités d'électricité mobilisées dans le nerf pendant les phénomènes postélectrotoniques.

De plus, la position des courbes de répartition des potentiels les unes par rapport aux autres peut être définie si on suppose, ce qui est l'hypothèse la plus simple, que les capacités de liaison de chaque élément longitudinal du nerf par rapport au sol sont égales. Dans ce cas, comme on peut admettre que les variations des quantités d'électricité distribuées le long du nerf sont proportionnelles aux variations correspondantes des chutes ohmiques, et comme la somme algébrique de toutes les charges doit être nulle à chaque instant, il est facile de voir que les courbes de répartition des potentiels doivent délimiter avec la droite du potentiel final prise comme zéro des aires égales au-dessus et au-dessous de cette horizontale. Cette hypothèse définit donc la position des courbes par rapport à cet axe et permettrait effectivement de les placer correctement si on en connaissait la forme exacte. On n'en détermine en réalité que quelques

points, les plus importants, pour pouvoir opérer dans des conditions de rapidité et de comparabilité satisfaisantes. Du reste, leurs dispositions relatives précises n'ont qu'un intérêt très faible pour l'étude des phénomènes électro-moteurs secondaires dans le nerf.

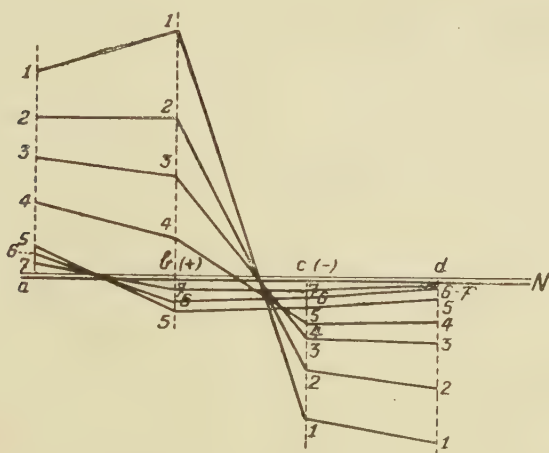


FIG. 5. — Schéma de la répartition des différences de potentiel le long du nerf dans les instants qui suivent la rupture du courant galvanique, pour une intensité donnée (méthode tétrapolaire).

Pour obtenir ces courbes, le mieux serait évidemment d'enregistrer simultanément les phénomènes secondaires entre une série de points pris deux à deux. On a toutefois une idée approximative du phénomène en se bornant à quatre de ces points, a, b, c, et d (fig. 5).

De plus, l'amplification simultanée de plusieurs courbes nécessite un appareillage compliqué, que nous ne possédons

pas. Nous nous sommes donc bornés à étudier des courbes obtenues successivement sur le même nerf, dans des conditions aussi semblables que possible.

L'excitation se faisait entre b et c, a et d étant des points voisins des extrémités du nerf. On explorait les segments ab, bc, cd et ad. Trois segments suffisaient pour donner la courbe de répartition des potentiels, le quatrième enregistrement servait de vérification : il fallait, en effet, contrôler que l'état du nerf n'avait pas sensiblement changé durant l'expérience et ceci se faisait en additionnant géométriquement trois courbes : on retrouvait alors la quatrième.

Nous avons également déterminé, en inversant simplement le sens du courant, la part qui revenait à la polarité et celle qui revenait aux facteurs locaux, aux lésions par exemple. En effet, sur un nerf suffisamment homogène on recueille alors en ab ce que primitivement on enregistrerait en cd, et vice-versa. Avec trois points d'exploration seulement (méthode tripolaire), on peut toujours explorer successivement des segments de chaque sorte, mais il est impossible, faute des deux moyens décrits ci-dessus, de se faire une idée parfaite du degré de précision des expériences comme de leurs causes d'erreur.

Il suffit, pour connaître la différence de potentiel à un instant donné t dans un segment donné, de mesurer l'élongation du spot à cet instant sur l'enregistrement correspondant au segment considéré. En répétant la même opération sur les autres tracés, on obtient une série de quatre points placés *les uns par rapport aux autres* sur la même courbe de répartition des potentiels — toujours à l'instant t .

Si on réunit ces points, on obtient, sous forme d'une ligne brisée (fig. 5, ligne 1, 1, 1, 1 par exemple), une représentation très simplifiée de cette courbe. Elle suffit déjà pour indiquer quels sont les segments qui sont parcourus, à l'instant t , par une onde directe et quels sont ceux qui sont au même instant parcourus par une onde inverse. Il suffit pour cela de se rappeler dans quel sens circulent les courants électrotoniques pendant le passage du courant, et de voir si les différences de potentiel représentées correspondent ou non à ce sens : l'anode doit être à un potentiel plus élevé que les régions environnantes, la cathode à un potentiel moins élevé lorsqu'il s'agit d'ondes directes. C'est le cas, pour la courbe 1, 1, 1, 1 des segments ab (anodique) et bc (interpolaire). Le segment cathodique cd est au même instant le siège d'une onde inverse, puisque le point c est à un potentiel plus élevé que le point d .

En recommençant la même construction pour l'instant t' , on obtient une seconde courbe telle que 2, 2... (fig. 5). On n'a pas plus d'indications pour cette courbe que pour la précédente sur la valeur absolue des potentiels représentés ; de plus, on ne sait pas comment la placer par rapport à celle-ci, de même que toutes les courbes ultérieures, obtenues de la même façon. Le bon sens commande toutefois de placer les extrémités de ces courbes plus près de l'axe des abscisses (représenté par le nerf) que les extrémités de la courbe précédente. Enfin, si on adopte une convention précédemment exposée, ces extrémités seront également distantes, pour chaque courbe, de cet axe. La figure 5 ne remplit pas exactement cette seconde condition, afin de souligner l'amplitude des phénomènes anodiques ; elle suffit

toutefois pour donner un aperçu du déroulement des faits étudiés. Pour l'intensité et la durée employées, on voit ici se produire :

— Entre les électrodes b et c, une forte onde directe (1, 2, 3, 4), puis une onde inverse (5, 6, 7) d'amplitude moindre.

— Dans le segment anodique, une brève onde directe suivie d'une onde inverse très lente (2, 3, 4, 5, 6, 7) dont le maximum d'amplitude est en 5.

— Dans le segment cathodique cd enfin, une onde inverse (1, 2, 3) plus courte que l'onde directe consécutive.

On voit combien la lecture d'un tel schéma est facile. Nous en avons établi un certain nombre et nous nous sommes proposé de poursuivre cette étude de façon à en rendre l'exploitation plus fructueuse ; mais elle représente un travail assez long, puisque le graphique représenté ici a exigé 28 mesures, prises dans des conditions assez comparables pour être considérées comme identiques à des mesures simultanées.

2^o ÉTUDE DU SEGMENT ANODIQUE EXTRAPOLAIRE

Les oscillogrammes anodiques montrent toujours des variations beaucoup plus amples que les oscillogrammes recueillis entre la cathode et l'extrémité du nerf (segment cathodique ou catélectrotonique). Le rapport des amplitudes maxima varie ordinairement entre 2 et 6 si le nerf n'est pas en mauvais état ou pas trop hétérogène. Sur les figures 6 et 7, l'amplification n'est pas la même, et les ondes ne paraissent d'amplitudes voisines que pour cette raison.

Elles ont été recueillies par la méthode tripolaire, et, comme

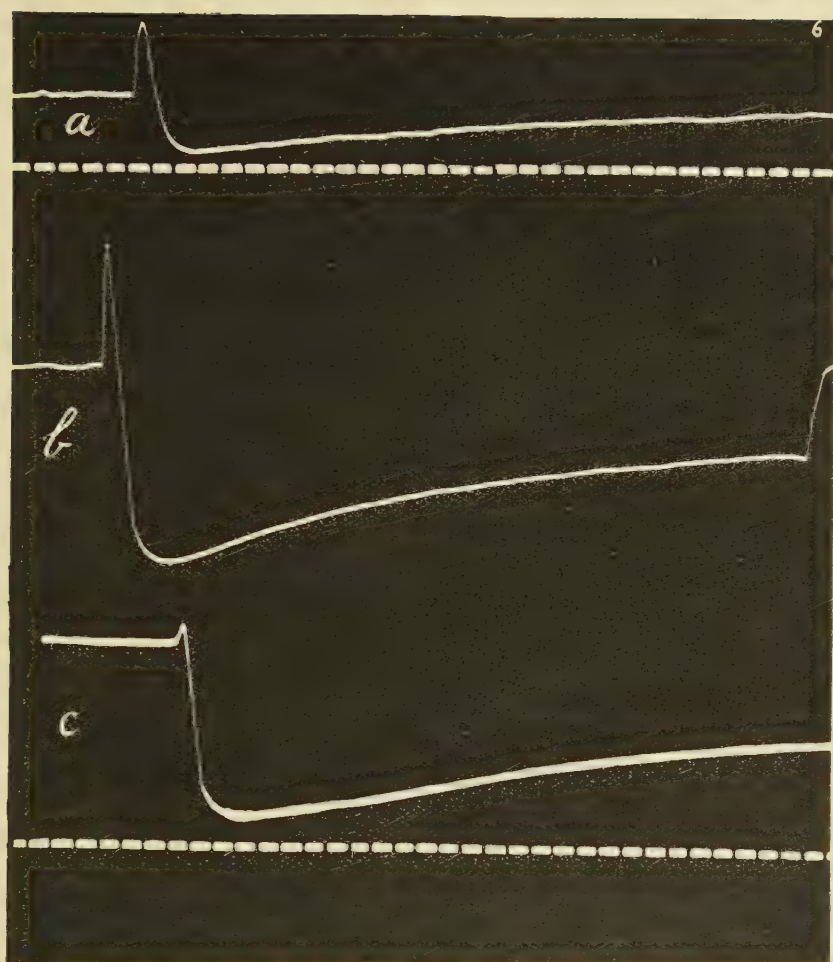


FIG. 6. — Méthode tripolaire, segment anélectrotonique.
a, b, c, intensités croissantes du courant polarisant.

pour les précédentes, le trait était noir sur fond blanc sur les épreuves originales ; nous les avons reproduites en blanc par tirage. Leurs dimensions ont été réduites pour des raisons de mise en page (les tracés originaux étaient pris sur des feuilles de 24/32 centimètres).

Les courants anélectrotoniques présentent toujours un aspect diphasique, avec une onde directe suivie d'une onde inverse.

L'amplitude de l'onde directe passe par un maximum assez net, lorsque l'intensité du courant polarisant croît d'une manière continue. Ce maximum est en rapport avec l'importance relative de plus en plus grande que prend, au contraire, l'onde inverse. Plus accusée que celle-ci, l'onde directe augmente d'abord d'amplitude avec l'intensité du courant. Mais l'accroissement de l'onde inverse est plus rapide encore, et bientôt la première onde décroît au profit de la seconde. Pour de fortes intensités, l'onde directe devient très faible et très courte, l'onde inverse très précoce et très ample.

Les durées des deux ondes sont extrêmement différentes, et celles de l'onde inverse est toujours de beaucoup supérieure à la précédente (fig. 6).

Enfin, la figure 5 montre que l'apparition de cette onde inverse dans le segment anélectrotonique se fait avant que ne soit terminée l'évolution de l'onde directe entre les électrodes d'excitation (courbes 2, 3, 4, fig. 5). Ceci est général ; l'onde inverse anodique existe même en dehors de toute excitation musculaire.

Si on place l'anode sur une lésion, ou si on soumet la région de cette électrode à une destruction ménagée par le procédé

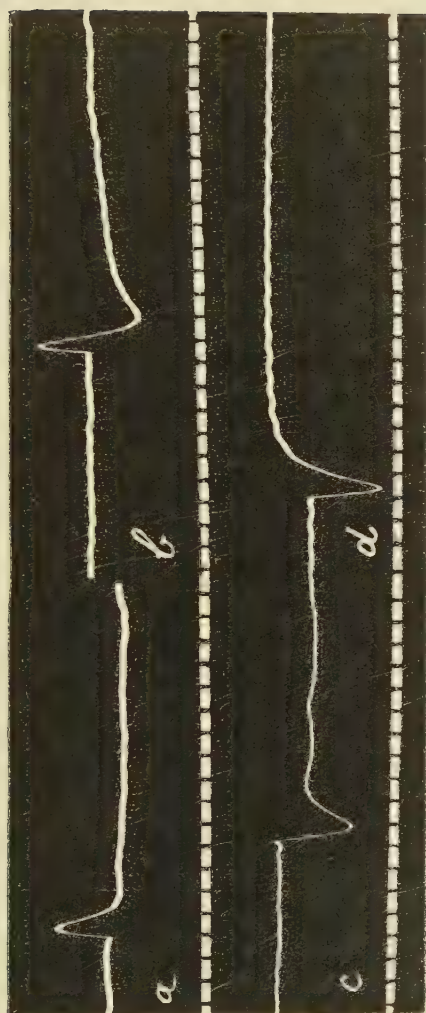


FIG. 7. — Méthode tripolaire, segment catélectrotonique.
a, b, c, d, courbes obtenues, dans un cas particulier, avec des intensités croissantes du courant polarisant.

décrit plus haut, l'onde inverse diminue, puis disparaît, tout au moins pour les intensités courantes. On peut quelquefois en obtenir une avec une intensité très forte, même si toute excitation a disparu. Si la lésion a lieu entre anode et cathode, il subsiste une onde inverse très forte. Quelquefois, dans ce cas, l'onde inverse est seule, ou encore elle précède une onde directe lente. On peut même avoir une onde inverse très nette dans le segment anodique alors qu'il n'en existe plus dans le segment interpolaire. Le cas s'est notamment présenté alors que la cathode était placée sur la section, l'anode à 15 millimètres de là environ et la troisième électrode entre celle-ci et le muscle.

Enfin, sur des nerfs en mauvais état ou intoxiqués, l'onde directe devient de plus en plus prépondérante, au point qu'on peut la mettre en évidence même avec un appareil lent comme un galvanomètre Deprez-d'Arsonval. A l'état normal, au contraire, on ne constate avec de tels appareils qu'une onde inverse, l'onde primitive du segment anélectrotonique étant toujours brève. On peut alors déceler son existence en ne branchant le galvanomètre, qui fonctionne dans ce cas en balistique, qu'un très court instant et immédiatement après l'ouverture. Cf. A. STROHL (16).

3° *ETUDE DU SEGMENT CATHODIQUE*

Les variations des différences de potentiel recueillies entre la cathode et un point assez éloigné de celle-ci pour que les courants de polarisation puissent y être considérés comme très faibles sont beaucoup moins amples, nous l'avons dit, que celles

qui sont recueillies dans les mêmes conditions dans le segment anodique. Elles sont, par contre, plus complexes. On peut d'ailleurs facilement passer des unes aux autres, en laissant les électrodes en place et en inversant simplement le sens du courant polarisant.

Pour de faibles intensités de celui-ci, il n'existe qu'une petite onde directe (fig. 7, a) ; mais celle-ci diminue lorsque l'intensité du courant augmente, pour faire place à une onde inverse de plus en plus précoce et de plus en plus ample (b). Cette onde directe peut même disparaître (c) ; elle n'atteint jamais une grande amplitude ni une grande durée. L'onde inverse n'a elle-même rien de comparable à celle du segment anodique. Elle est toutefois moins brève que la précédente, et comporte souvent une partie traînante.

Pour des intensités suffisamment fortes apparaît une nouvelle onde de sens direct ; mais elle est placée après l'onde inverse et n'a aucun des caractères de l'onde directe primitive. Elle se développe très lentement et augmente d'amplitude avec l'intensité du courant (d). Si cette onde se montre avant que l'onde primitive ait disparu, on a un tracé triphasique, où se succèdent une onde directe, une onde inverse puis une nouvelle onde directe traînante.

Quelquefois enfin, on n'a pour toutes les valeurs du courant qu'une onde directe. Le retour au zéro se fait plus ou moins facilement ; pour certaines intensités, il ne se fait pas du tout, et l'on peut interpréter ce phénomène comme une manifestation comparable à l'onde inverse, où à une forme de celle-ci. Il survient en effet dans des conditions analogues et peut être considéré

comme résultant de la composition de l'onde inverse avec l'onde directe prédominante.

C'est donc dans le segment cathodique que se rencontrent les plus grandes variations qualitatives ; d'une façon plus générale les diagrammes du type de la figure 5 varient beaucoup avec l'intensité d'excitation ; mais on peut toutefois mettre en relief dans tous les cas des faits importants sur lesquels nous reviendrons. Pour fixer l'ordre de grandeur des phénomènes, voici les variations observées dans un exemple :

— Potentiel d'excitation mesuré aux bornes du réducteur de potentiel :

0,3 volt

— Entre les électrodes d'excitation :

Amplitude apparente de l'onde directe : 5 millivolts. Durée : $3/5^e$ de sec.

Amplitude de l'onde inverse : 0,1 millivolt. Durée supérieure à 1 sec.

— Dans le segment anodique :

Onde directe : 1 millivolt, $1/5^e$ de seconde.

Onde inverse : 0,15 millivolt, plus d'une seconde.

— Dans le segment cathodique :

Onde inverse seule : 5 millivolts, une seconde.

CHAPITRE V

VUE D'ENSEMBLE, A LA LUMIÈRE DES CONCEPTIONS ACTUELLES, DES FAITS ENREGISTRÉS

1^o *LES DIFFÉRENCES DE POTENTIEL DE SURFACE*

Si on admet que le nerf se comporte comme un conducteur à noyau, on peut considérer que lors du passage du courant celui-ci chemine dans le nerf par trois sortes de dérivations :

La première de celles-ci, extérieure au nerf, est constituée par la couche liquide et par quelques éléments étrangers (tissu conjonctif par exemple) qui peuvent l'entourer. Une seconde partie des lignes de courant pénètre dans le nerf mais n'en traverse pas la membrane hypothétique. La troisième portion, celle qui nous intéresse, atteint le noyau puis en ressort. Elle parcourt ainsi le cycle : anode — gaine externe — membrane — noyau — seconde traversée de la membrane — gaine externe — cathode. Le passage de cette portion de courant a, entre autres effets, celui de polariser la membrane vis-à-vis des électrodes (1).

(1) Pour certains auteurs, la pénétration de cette portion du courant ne s'effectuerait dans les axones qu'au niveau des étranglements de Ranvier.

Ceci crée une dérivation plus grande de courant hors de l'espace compris entre les électrodes, c'est-à-dire des courants électrotoniques dont la valeur est d'autant plus marquée que le courant éprouve plus de difficultés à passer d'une électrode à l'autre par des voies moins longues. Ce sont les caractéristiques physiques des gaines et des membranes qui déterminent le décrement longitudinal des potentiels ainsi développés. Théoriquement, si la polarisation sous l'électrode appliquée en x_0 est V , et si on appelle r les résistances longitudinales en série sur le trajet des lignes principales de courant, R la résistance transversale de fuite, le potentiel v d'un point d'abscisse x est :

$$v = V \cdot e^{-\sqrt{\frac{r}{R}}(x-x_0)}$$

e étant la base des logarithmes népériens (9, 22, 23).

2° FAITS GÉNÉRAUX

De l'étude expérimentale que nous venons d'exposer résultent les faits généraux suivants :

1° Le segment anodique et le segment cathodique se comportent qualitativement et quantitativement de façon différente.

2° Les variations de potentiel sont nettement plus importantes au voisinage de l'anode qu'au voisinage de la cathode. Elles sont d'ailleurs plus constantes.

3° Ces variations diminuent considérablement sur un nerf altéré, intoxiqué ou vieilli et se propagent à distance d'autant mieux que l'état physiologique du nerf est meilleur.

4° Lorsque le nerf est altéré localement, les phénomènes peuvent persister normalement à quelques millimètres de la lésion.

5° Il existe, sur le nerf normal, une onde inverse consécutive à l'onde directe entre les électrodes de polarisation.

6° Cette onde inverse paraît liée à l'intégrité physiologique du nerf, et peut-être à l'excitation d'ouverture.

7° Il existe également des ondes inverses dans les segments extrapolaires ; mais elles ne sont pas contemporaines de l'onde inverse du segment interpolaire. L'onde inverse du segment anodique, en particulier, est très précoce.

3° *ESSAI D'INTERPRÉTATION*

La manière différente dont les deux segments se comportent confirme l'opinion, admise par les électrophysiologistes, suivant laquelle les deux pôles produisent autour d'eux des modifications de nature différente et non pas seulement de signe opposé. L'importance relative des variations anodiques tend à montrer le rôle du pôle positif dans l'excitation d'ouverture ; elle est en faveur d'une augmentation des résistances sous l'anode, alors qu'au contraire elles diminueraient sous l'électrode opposée. Les chutes de tension seraient alors plus marquées dans le segment anodique, et les variations de potentiel plus sensibles. En d'autres termes, cette sorte de densification des tissus sous l'anode augmenterait l'intensité du courant dérivé dans le segment correspondant. Par contre, il se produirait un phénomène inverse dans

le segment cathodique par suite de l'augmentation de perméabilité des membranes organiques sous le pôle négatif.

Ces modifications disparaissent-elles rapidement après suppression du courant ? Leur vitesse de variation est-elle du même ordre de grandeur que celle des phénomènes électrotoniques secondaires ? Persistent-elles après ceux-ci ?

On pourrait s'en assurer par des enregistrements alternés de courants faibles et forts. Les expériences que nous avons tentées dans ce sens sont encore en trop petit nombre pour être concluantes.

Par contre, la diminution d'amplitude des ondes recueillies sur un nerf altéré est constante. Elle correspond visiblement à la disparition plus ou moins complète de la structure de ce conducteur et à l'abaissement corrélatif de sa polarisabilité. Ceci va de pair avec ce que nous savons de la théorie de l'électrotonus. A mesure que le nerf devient moins polarisable, les dérivations sont de moins en moins importantes. Tout se passe comme si les membranes hypothétiques se « crevaient » et permettaient à une fraction de plus en plus grande du courant de passer d'une électrode à l'autre par les voies les plus courtes.

Si ces « trous » sont localisés, comme lorsqu'on lèse une portion bien limitée d'un nerf, il n'y a rien d'étonnant à ce qu'on puisse recueillir des ondes normales à relativement peu de distance de cette lésion : les membranes placées sous l'électrode se polarisent sensiblement comme auparavant.

Le mécanisme de l'onde inverse dans le segment interpolaire va nous retenir plus longtemps.

De nombreux auteurs s'en sont occupés et la plupart y voient

un témoin de l'activité physiologique du nerf. Il est évident que cette onde inverse disparaît dès que le nerf est fonctionnellement déficient, et nous avons déjà remarqué, au cours de cette étude, combien cette onde était plus fragile en quelque sorte que l'onde directe. Toutefois il était intéressant de se demander d'une part si on ne pouvait l'obtenir à partir de corps inanimés et d'autre part si on ne pouvait, dans ce cas, en préciser le mode de génération. M. le Prof. STROHL s'y est attaché et nous allons brièvement rappeler ici ses résultats.

Il remarqua d'abord que le phénomène se rencontre sur de nombreuses substances ayant une architecture fibrillaire, analogue à un faisceau de conducteurs à noyau : muscle, pétioles de feuilles, branches d'arbustes.

Est-il possible de l'observer à partir de milieux inertes encore plus simples ? C'est ce que l'auteur a pu obtenir, en prenant comme noyau de petits blocs de gélatine ou d'agar-agar formant un gel épais, et comme membranes des feuilles de papier mince imbibées de gomme laque ou de résine. Le gel est placé entre deux feuilles de papier ainsi préparé, insérées elles-mêmes entre deux électrodes planes de zinc amalgamé. Au bout de quelques minutes, l'humidité du noyau imbibe les membranes et il s'établit une différence de potentiel facile à compenser à l'aide d'un potentiomètre. Si on rompt alors le circuit extérieur pendant vingt secondes environ pour faire agir une force électromotrice externe de 0,05 à 0,15 volt puis que l'on mette les électrodes en rapport avec un circuit de mesure (un simple galvanomètre assez rapide peut être utilisé), on observe un système de deux ondes tout à fait comparable à celui du nerf. L'amplitude de l'onde inverse

atteint quelques millivolts et sa durée plusieurs secondes. Les enregistrements de telles ondes (19) ne diffèrent guère de ceux qu'on obtient à partir du nerf.

Mais M. STROHL a été plus loin, et a pu en quelque sorte déceler sur place les sources de l'onde inverse. Il lui a suffi de prendre des membranes de papier paraffiné qui, à cause de son haut pouvoir isolant, empêche tout courant continu de passer. En opérant comme précédemment, on n'enregistre qu'une onde directe. L'onde inverse, semble-t-il, ne peut se faire jour à travers un diélectrique presque parfait ; mais si, après polarisation, on enlève les membranes et on applique les électrodes à la surface même du gel, on observe une onde inverse. Ainsi a-t-on artificiellement séparé les deux éléments de l'onde diphasique, et les a-t-on retrouvés in situ.

Aussi l'auteur fut-il conduit à considérer l'onde inverse comme le résultat du passage des charges internes à travers la membrane, après disparition plus ou moins complète des charges externes.

La figure 8 illustre cette manière de voir. E_1 et E_2 y représentent les électrodes, M_1 et M_2 les membranes hypothétiques, N le noyau. Comme nous l'avons dit, une fraction du courant, celle qui nous intéresse, parcourt cette série de formations, schématisée ici très grossièrement.

La phase de charge n'a pas été figurée. Au cours de cette phase M_1 et M_2 jouent le rôle de diélectriques imparfaits. Une partie du courant les traverse ; mais il y a en même temps accumulation de charges électriques le long des interfaces. Si le courant parcourt l'ensemble dans le sens de E_1 vers E_2 , les charges se répartissent comme il est indiqué figure 8 a.

Lorsqu'on supprime toute force électromotrice étrangère et qu'on ferme le circuit sur un appareil de mesure, E_1 va se trouver à un potentiel supérieur à E_2 et un courant va se créer dans le circuit extérieur de l'anode E_1 vers la cathode E_2 . Ce sera l'onde directe, représentée par la flèche de la figure 8 a.

La disparition de ces charges va libérer celles qui se trouvent

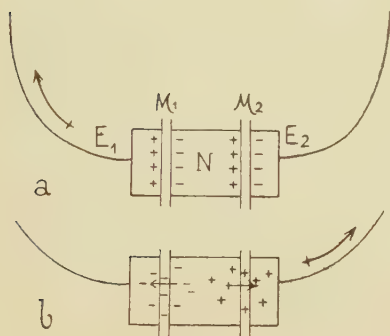


FIG. 8. — Représentation schématique de la genèse d'une onde directe et d'une onde inverse dans un conducteur à noyau.

de l'autre côté de M_1 et M_2 , c'est-à-dire dans le noyau N mais au voisinage des membranes. Ces charges intérieures vont tendre à se recombinaison également, et pour cela deux voies leur sont offertes : l'une à travers le noyau N, l'autre à travers les membranes et par le circuit extérieur. Or, d'une part les membranes

sont loin de constituer un isolant parfait, d'autre part le noyau représente un milieu de viscosité élevée, et par conséquent la mobilité dans ce milieu des ions porteurs de charges est relativement faible. La valeur du champ auquel ils sont soumis est vraisemblablement basse à ce moment, et il n'y a rien d'étonnant à ce que le côté interne de M_1 et M_2 reste polarisé un certain temps.

La partie des charges qui traversera ces membranes et se recombinaison par le circuit extérieur donnera dans ce circuit

un courant de sens contraire à l'onde de dépolarisation ordinaire ; ce courant constituera l'onde inverse, représentée par la flèche de la figure 8 b. Ce qui précède permet de prévoir que son amplitude sera moindre que celle de l'onde directe, et que sa durée pourra être plus grande.

La possibilité d'obtenir ces résultats par des actions purement physiques n'implique pas, remarque l'auteur, que ce mécanisme soit le seul en jeu dans le nerf. Il peut s'y adjoindre des phénomènes liés à la nature vivante des tissus ; en particulier, les modifications de perméabilité des membranes organiques qui constituent suivant les idées modernes une grosse part des phénomènes d'excitation doivent jouer un rôle important. Ces modifications de perméabilité commandent précisément l'extériorisation des charges internes, et l'on sait le rôle que l'électrophysiologie moderne assigne à cette extériorisation : sous l'anode, en effet, ce serait précisément le passage des charges négatives accumulées du côté interne des membranes qui déclencherait la dépolarisation anodique, donc l'excitation d'ouverture. Or, ces phénomènes cadrent fort bien avec l'ensemble des faits observés au cours de notre étude et avec l'interprétation qu'a donnée M. STROHL de la genèse de l'onde inverse. Il n'est donc pas étonnant de voir que la fragilité de l'onde inverse est beaucoup plus grande que celle de l'onde directe si elle se trouve sous la dépendance plus étroite de phénomènes qui constituent, semble-t-il, l'essence même de la physiologie de l'excitation.

Les ondes inverses qu'on enregistre dans les segments extrapolaires ne sont vraisemblablement pas, par contre, de même nature que celle que nous venons d'étudier.

Il est en effet facile de démontrer, sur un simple schéma formé de capacités pures et de résistances ohmiques, qu'il est courant d'observer de telles ondes inverses en dehors des électrodes d'amenée du courant. Il suffit pour cela d'employer un schéma analogue à celui par lequel les électrophysiologistes représentent un conducteur à noyau très simplifié. Ce schéma est constitué par deux files parallèles de résistances ohmiques en série, représentant l'une le noyau, l'autre la gaine extérieure, réunies transversalement et de place en place par un certain nombre de condensateurs shuntés figurant eux mêmes la membrane hypothétique de séparation. Nous avons réalisé un certain nombre de ces montages, en prenant par exemple une série de condensateurs de 1 microfarad shuntés chacun par 100.000 ohms, joignant transversalement les éléments d'une double chaîne formée de résistances de 10.000 ohms (voir fig. 9). De tels schémas ne restituent que très imparfaitement les propriétés électriques du nerf, et il est en particulier impossible d'obtenir, par un choix convenable de leurs caractéristiques, une onde inverse entre les électrodes d'amenée du courant. C'est ainsi qu'en augmentant beaucoup (6 microfarads) la capacité à une extrémité du schéma, on enregistre une forte onde inverse dans le segment extrapolaire correspondant, sans en faire apparaître entre anode et cathode. Au contraire, et nous l'avons vérifié sur un grand nombre de montages, l'apparition d'une onde diphasique dans le segment extrapolaire est la règle : elle se produit dès que les éléments placés sous l'électrode uniquement exploratrice restent chargés plus longtemps que les éléments voisins. En effet, si on considère une à une toutes

les capacités employées dans le schéma, il est facile de voir que leur courant de décharge crée dans le segment interpolaire une onde directe, mais qu'il n'en va pas toujours de même dans les segments extrapolaires. Or, les capacités placées sous les électrodes se déchargent plus vite, l'une par l'autre, que les capacités extrapolaires qui ne peuvent le faire que par l'intermédiaire de trajets plus longs, donc plus résistants. De plus, les courants dérivés le long du nerf sont de plus en plus faibles à mesure qu'on s'éloigne des électrodes excitatrices. Les milieux en sont de moins en moins altérés, et leur aptitude à conserver les charges de plus en plus grande. De toute façon, le mécanisme de l'onde inverse peut y être différent de ce qu'il est dans le segment interpolaire, et son existence plus fréquente. En fait, c'est bien ce qu'on constate. En particulier l'onde inverse est à peu près constante dans le segment anélectrotonique. De plus son apparition a lieu, dans le temps, bien avant l'onde inverse du segment interpolaire. Ces remarques sont en faveur d'une indépendance qui n'est pas pour nous étonner.

Essayons maintenant de nous représenter, suivant les idées de M. STROHL, comment peuvent se traduire les faits sur un schéma analogue à celui dont nous avons parlé. Imaginons que le diélectrique des condensateurs figurant la membrane puisse d'une part baisser de résistance sous l'action du courant, d'autre part accumuler le long des interfaces des charges de polarités telles que la décharge de chaque élément soit diphasique ; nous savons par ailleurs que les électrophysiologistes admettent une augmentation de perméabilité précoce et importante sous la cathode.

Pendant le passage du courant, et dans les tout premiers

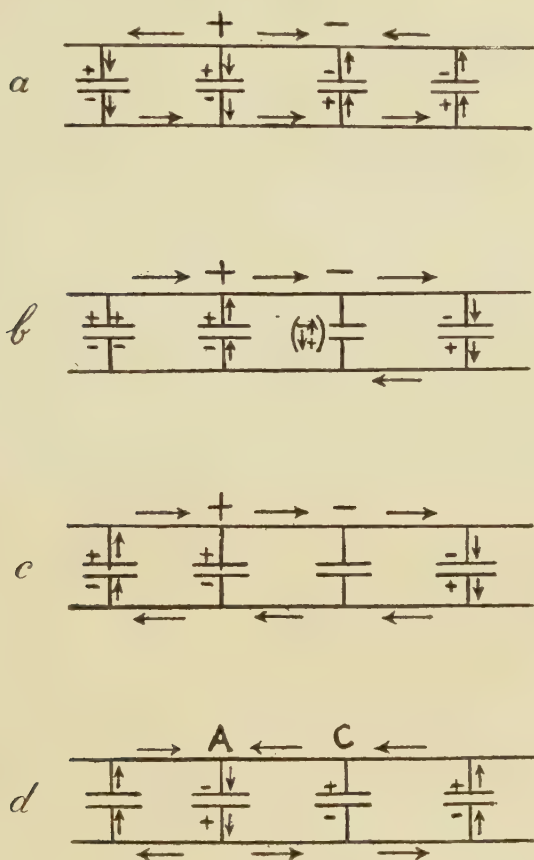


FIG. 9. — Exemple de déplacement des charges, pendant et après le passage du courant galvanique, sur un schéma figurant un conducteur à noyau.

instants qui en suivent la rupture, les potentiels sont tels que tous les segments présentent des ondes directes (fig. 9, a).

Après l'ouverture les capacités placées sous la cathode, et représentées ici par un seul condensateur, se déchargent beaucoup plus rapidement que toutes les autres à cause de la baisse de résistance locale de la membrane. Le potentiel de la région cathodique superficielle va donc croître, et croître plus vite que partout ailleurs, si bien que le courant va changer de sens dans les résistances longitudinales du segment extrapolaire cathodique, donnant lieu à une onde inverse dans ce segment (fig. 9, b).

Puis c'est au niveau des capacités de la région anodique que se passe, plus lentement et avec un certain retard, la même recombinaison de charges dont le potentiel tend à s'égaliser. En effet, d'une part ces charges sont neutralisées par celles qui primitivement chargeaient les armatures du condensateur cathodique, d'autre part elles tendent à s'écouler à travers le diélectrique altéré de ce condensateur et à travers le diélectrique altéré de la cathode par l'intermédiaire de l'enveloppe. Une onde inverse se crée donc dans le segment anodique, et les flèches (fig. 9, c) indiquent les courants dont elle est le témoin.

On remarquera que les capacités des régions extrapolaires se déchargent davantage dans les résistances longitudinales (représentant la gaine externe et le noyau) qu'à travers leur diélectrique dont la résistance reste relativement très élevée ; d'autre part, les charges anodiques et cathodiques prennent un double chemin : une partie suit les conducteurs longitudinaux, l'autre traverse les membranes. Nous ignorons ce qui se passe exactement au niveau du noyau, mais les tracés obtenus à la surface du nerf aussi bien que ce que les électrophysiologistes

savent des variations de résistance sous les électrodes nous permettent de penser que la succession des phénomènes internes a bien lieu dans l'ordre et dans le sens indiqués.

Dans un dernier temps, enfin, interviennent les charges intérieures dont M. STROHL a mis en évidence la réalité. Elles ont pour effet de produire, suivant le mécanisme exposé, une onde inverse dans le segment interpolaire et peut-être même de rétablir une onde directe secondaire dans le segment cathodique. En effet, les diélectriques sont très perméables sous l'électrode négative, et le processus décrit doit y être peu intense. C'est au niveau de l'anode et des régions extrapolaires qu'il est prépondérant. L'examen de la figure 9 d montre immédiatement comment l'extrémité cathodique du nerf peut « commander » la région voisine, et déterminer à ce moment une onde directe tardive ayant d'ailleurs le caractère traînant de l'onde inverse interpolaire, puisqu'elle dérive du même mode de génération. Et c'est bien ce que montre l'expérience.

CONCLUSIONS

L'étude oscillographique, sur la grenouille, des phénomènes électromoteurs secondaires du nerf a permis de préciser leur forme, leur grandeur et leurs variations. Elle a confirmé l'existence déjà connue d'ondes dites directes et d'ondes dites inverses entre les électrodes polarisantes, après le passage du courant galvanique. Les ondes directes correspondent, sur la surface du nerf, à des différences de potentiel de même sens que celles qui existent pendant le passage du courant. Les ondes inverses correspondent à des différences de potentiel de sens opposé.

L'onde directe se montre seule pour des intensités notablement inférieures au seuil d'ouverture, et persiste lorsque l'onde inverse disparaît par l'action des toxiques ou au cours du vieillissement.

Elle doit être interprétée comme résultant de la polarisation banale, dite physique, des tissus.

Au contraire l'onde inverse semble liée à l'intégrité physiologique du nerf et ne se montre plus dès que celui-ci est fonctionnellement atteint.

Nous avons essayé de préciser la part qui revient à chaque électrode dans la production des phénomènes étudiés. Pour cela, nous avons enregistré les variations de potentiel dans

le segment extérieur contigu à chacune d'elles et nous avons étudié l'allure de ces courbes pour différentes intensités.

Nous avons ainsi observé que les résultats étaient très différents pour l'anode et pour la cathode, aussi bien en ce qui concerne la valeur des chutes ohmiques (plus grandes à l'anode) que l'évolution des différences de potentiel dans le temps.

Enfin, nous avons montré que l'ensemble des phénomènes étudiés pouvait être interprété à l'aide d'un modèle schématique figurant un conducteur à noyau, en supposant d'une part que les résistances sont fortement diminuées sous la cathode et augmentées sous l'anode après le passage du courant, d'autre part que des charges de signe contraire à celles qui sont amenées par le courant polarisant diffusent du noyau dans l'enveloppe dans les instants qui suivent l'arrêt de ce courant.

Cette tentative d'interprétation vient confirmer les idées actuelles sur les phénomènes excitomoteurs du courant électrique et précise les modifications apportées par le courant dans les grandeurs physiques dont dépend la conductibilité électrique du nerf.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) DU BOIS-REYMOND : Untersuchungen über tier. Elektr. Berlin, 1849.
- (2) BIEDERMANN : Elektrophysiologie, Iéna, 1895, spécialement t. II, p. 707.
- (3) FICK : Centralblatt für die Med. Viss., 1867, p. 436.
- (4) HERMANN : Untersuchungen zur physiologie der Muskeln und Nerven, 3 Heft, p. 71, Berlin, 1868.
- (5) HERMANN : Cf. *Pflügers Archiv*, t. 33, p. 135 (1884).
- (6) HOORWEG : Cf. *Pflügers Archiv*, t. 53 et 54.
- (7) BURKER : *Zbl. Physiol.*, t. 28, p. 777 (1914).
- (8) HECHT : *Zbl. Physiol.*, t. 91 (1931).
- (9) J. YULE-BOGUE et H. ROSENBERG : *Am. Journal of Physiol.*, t. 82, p. 353 : The rate of development and spread of electrotonus (1934).
- (10) SCHMITZ et SCHAEFER : Die Entwicklung des Elektrotonus innerhalb der ersten sigma (*Pflügers Archiv*, t. 232, p. 782, 1933).
- (11) SCHMITZ et SCHAEFER : Die wirkung elektrischer Reize auf die Nervenmembran (*Pflügers Archiv*, t. 234, p. 481, 1934).
- (12) LABES : *Z. Biol.*, t. 93, p. 42 et spécialement p. 59 (1933).
- (13) STROHL et DUBOST : Sur le courant de dépolarisation du nerf. *Soc. de Biol.*, t. 120, p. 827, 1935.
- (14) STROHL : Sur la nature du courant de dépolarisation du nerf. *Soc. de Biol.*, t. 121, p. 598, 1936.
- (15) STROHL et AUDIAT : Effet de l'intoxication par diverses substances sur le courant de dépolarisation du nerf. *Soc. de Biol.*, t. 121, p. 1070, 1936.

- (16) STROHL : Recherches expérimentales sur les phénomènes électro-
moteurs secondaires du nerf. *Soc. de Biol.*, t. 125, p. 986, 1937.
- (17) STROHL et DJOURNO : Excitation d'ouverture et phénomènes
électromoteurs secondaires du nerf. *Soc. de Biol.*, t. 127, p. 197,
1938.
- (18) STROHL et DJOURNO : Nouvelles recherches sur les phénomènes
électromoteurs secondaires du nerf. *Soc. de Biol.*, t. 128,
p. 658, 1938.
- (19) STROHL et DJOURNO : Phénomènes électromoteurs secondaires
du nerf. *Journal de Radiologie et d'Electrologie*, t. 22, n° 10,
p. 481, 1938.
- (20) PFLÜGER : Untersuchungen über die Physiologie der Elektro-
tonus, Berlin, 1859.
- (21) H. LAUGIER : Electrotonus et excitation. *Thèse de la Faculté
des Sciences de Paris*, 1921.
- (22) HERMANN : Beiträge zur Physiologie und Physik. des Nerven.
Arch. f. d. ges. Physiol., t. 109, p. 95, 1905.
- (23) RUSHTON (W. A. H.) : Electrotonus and excitation in nerve.
Proc. of the Roy. Soc. B., t. 124, p. 210, 1937.
- (24) CREMER : Die Allgemeine Physiologie der Nerven, in *Handbuch
der Physiologie des Menschen* de W. Nagel, t. 4.

VU : *Le Président de Thèse*,
A. STROHL.

VU : *Le Doyen*,
A. BAUDOUIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :
Le Recteur de l'Université de Paris,
G. ROUSSY.

